



Etude multi-échelle des déterminants des patrons de structuration et de dynamique spatiale de populations de coléoptères carabiques dans les agroécosystèmes

Ronan Marrec

► To cite this version:

Ronan Marrec. Etude multi-échelle des déterminants des patrons de structuration et de dynamique spatiale de populations de coléoptères carabiques dans les agroécosystèmes. Biodiversité et Ecologie. Université de Poitiers, 2014. Français. NNT: . tel-01360886

HAL Id: tel-01360886

<https://hal.science/tel-01360886>

Submitted on 6 Sep 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THESE

pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS

Diplôme National – Arrêté du 7 août 2006

*Spécialité **Biologie de l'Environnement, des Populations, Ecologie***

Ecole doctorale Sciences pour l'Environnement Gay-Lussac

présentée par

Ronan MARREC

Etude multi-échelle des déterminants des patrons de structuration et
de dynamique spatiale de populations de coléoptères carabiques
dans les agroécosystèmes

Thèse soutenue au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé le 27 novembre 2014

Devant le jury composé de :

Isabelle BADENHAUSSER IR, INRA-CNRS Chizé / *directrice de thèse*

Bertrand GAUFFRE CR, INRA-CNRS Chizé / *co-directeur de thèse*

Françoise BUREL DR, CNRS Rennes / *rapporteur*

Sandrine PETIT DR, INRA Dijon / *rapporteur*

Didier BOUCHON PR, Université de Poitiers / *examineur*

Yann CLOUGH CR, Université de Lund, Suède / *examineur*

Manuel PLANTEGENEST PR, Agrocampus Ouest Rennes / *examineur*

Adrien RUSCH CR, INRA Bordeaux / *examineur*



Cette thèse a été conduite au Centre d'Études Biologiques de Chizé (Unité Mixte de Recherche 7372 du Centre National de la Recherche Scientifique et de l'Université de La Rochelle), dans l'équipe Agripop, grâce au soutien financier de la Région Poitou-Charentes, et du Département des Deux-Sèvres. Cette thèse a été effectuée dans l'Ecole Doctorale Sciences pour l'Environnement - Gay-Lussac, et au sein de l'Université de Poitiers, département Sciences Fondamentales et Appliquées.

De 2012 à 2014, j'ai obtenu un poste de chargé d'enseignement en biologie animale, évolution et écologie au département SFA (Sciences Fondamentales et Appliquées) que j'ai exercé au sein de l'équipe pédagogique du laboratoire Ecologie, Evolution, Symbiose (UMR CNRS 6556) de l'Université de Poitiers, sous l'égide du Centre de Préparation au Métier d'Enseignant-Chercheur (CPMEC).

Remerciements

Pour commencer, je tiens à remercier les membres du jury pour avoir accepté d'examiner mon travail de thèse : Didier Bouchon, Yann Clough, Manuel Plantegenest, Adrien Rusch et plus particulièrement Françoise Burel et Sandrine Petit pour avoir accepté la charge de rapporteurs de cette thèse.

Merci aux membres de mes deux comités de thèse pour nous avoir aidé à guider nos travaux : Stéphanie Aviron, Luca Börger, Vincent Bretagnolle, Nicolas Gross, Thomas Guillemaud, Johan Kotze, Isabelle Litrico, Eric Petit, Manuel Plantegenest et Jean-Pierre Rossi.

Bertrand, merci à toi pour m'avoir encadré durant ces trois années. Cette aventure a connu de nombreuses péripéties, mais malgré cela, j'en garde de très bons souvenirs, faits de dialogues, d'échanges constructifs, et bien sûr de longues journées à planter des pots-pièges et des tentes. Merci pour tout ça et pour ton investissement. Je ne peux pas parler de toi sans parler de foot... Tu as quand même réussi à nous envoyer voir un match Rennes-Montpellier, pour ça bravo ! Un jour tu m'as dit de faire mienne la devise d'un célèbre club de foot : « Droit au but ! ». A moi d'y arriver maintenant.

Isabelle, merci beaucoup d'avoir accepté cette plongée dans le monde des carabes ! Ce ne fut pas une tâche simple de découvrir ce sujet, un grand merci pour ça. En plus il faut aller les chercher par 35°C sous le colza ou sous des trombes d'eau ! Carabe mission commando ☺ Quand tu penses que j'aurais pu travailler sur les criquets, ça aurait été plus facile non ? J'ai trouvé que toi et Bertrand vous complétiez très bien, et nos conversations et ton encadrement m'ont aidé à avancer et ont aidé à structurer ma réflexion et cette thèse.

Vincent, je tiens à te remercier très sincèrement de m'avoir accordé ce financement de thèse, qui m'a permis de travailler au CEBC pendant trois ans. Merci pour ton investissement et ton intérêt pour cette thèse, et pour avoir suivi les différentes étapes qui l'ont jalonnée. Merci pour le temps consacré, pour tous tes conseils et nos conversations qui m'ont beaucoup appris.

Isabelle, j'ai beaucoup apprécié travailler avec toi. Nos échanges durant la première moitié de ma thèse m'ont vraiment aidé à tenir le cap et à me donner l'envie de continuer. Merci pour ton implication et ton soutien, depuis le départ de ce travail de thèse.

Je tiens à remercier très sincèrement toutes les personnes ayant participé à ces trois ans de terrain, sans qui cette thèse n'aurait pu être possible. En premier lieu, un très grand merci à Marilyn Roncoroni et Nadine Guillon, véritables piliers de l'équipe entomo, toujours là et prêtes à aider. Sans votre aide cette thèse ne serait pas ce qu'elle est. Merci à Alexis, Clémentine, Edo et Thierry pour leur énergie à planter des tentes, des pots et pour leur bonne humeur sur le terrain ! Merci aussi à Alexandra, Alexandre, Antoine, Aurélie, Benjamin, Edouard, Gaëtane, Hélène, Lindy, Louis, Nicolas S., Vincent C., Vincent D. et Yannick pour m'avoir aidé à prélever des criquets, des carabiques et des voitures du fossé. Merci Mathieu pour ton aide à contacter les agriculteurs, sur le terrain et pour décortiquer le SIG et les types de contrats MAE. Merci également à tous ceux qui ont participé au terrain avant mon arrivée en thèse.

Merci à tous les chercheurs de l'équipe Agripop, Luca, Nicolas, Patrick, merci à Sylvie, merci aux thésards et post-docs pour leur aide et nos discussions ces trois dernières années.

Je tiens à remercier tous ceux qui nous ont aidés, Bertrand et moi, à développer nos marqueurs microsatellites. Merci pour votre détermination. J'ai beaucoup apprécié travailler et apprendre avec vous. A Chizé, un grand merci à Cécile Ribout et à Stéphanie Ruault. A Lusignan, merci à Isabelle Litrico et à Sabrina Delaunay. A Rennes, merci à Lucie Mieuzet. A Clermont-Ferrand, merci à tout le personnel de la plateforme Gentyane, et plus particulièrement à Charles Poncet et à Lydia Jaffrelo. A Montpellier, merci à Maxime Galan.

Bien évidemment, un grand merci à toute l'équipe administrative et technique du labo, qui par leur travail facilitent grandement le nôtre. Merci à la cellule administrative, Annie, Delphine, Evelyse et Martine pour leur aide à percer le brouillard infini de l'administration française. Merci au personnel de l'atelier et des services communs, André, Arnaud, Charline, Christian, Colette, David, Mina, Patrice, Simon, Xavier D., mais aussi à Christophe et Arnaud pour leurs repas bien garnis.

Merci également aux secrétaires de l'Université de Poitiers et de l'Ecole Doctorale, Sabrina Biais et Sylvie Perez, pour leur aide administrative précieuse, particulièrement en cette fin de thèse.

Un grand merci à l'équipe pédagogique du laboratoire « Ecologie, Evolution, Symbiose » de l'Université de Poitiers et aux étudiants, avec qui j'ai pris beaucoup de plaisir à enseigner durant deux ans : Myriam Badawi, Joanne Bertaux, Yves Caubet, Tiffany Laverre, Isabelle Marcadé, Roland Raimond, Mathieu Sicard, Marie Vagner. Merci pour votre accueil, tous vos conseils, votre bonne humeur, nos échanges entre les cours, mais aussi pour avoir toujours essayé de faciliter mes déplacements sur Poitiers et d'arranger les emplois du temps. Merci aussi à Tiphaine et Victorien pour leur sympathie et leur bonne humeur.

Merci à tous les étudiants, thésards, post-docs qui sont passés par le labo et avec qui j'ai pu passer d'excellents moments. Plus particulièrement, merci à Adriana, Adrien P., Andréaz, Carine, Cécile B., Damien, Elsa, Enrique, Fabien, Fabrice, Florian, Gaël, Gaëtane, Hélène, Kevin L., Laura, Licia, Marco, Oriane, Paul D., Paul M., Pierrick, Stefaniya, Thibaut, Vincent C., Vincent L.

Un merci spécial à toi, Aurélie « Mamie » Dupeyron, mangeuse de chocolat hors pair ☺. Ceci dit, tes chocolats nous ont beaucoup aidés en cette fin de thèse ! J'ai été très heureux d'encadrer ton stage et d'être resté ton ami depuis.

Thierry, merci pour ta bonne humeur de grognon ! Merci pour tes soirées et toute ta générosité.

Gaël, merci pour ton relativisme, ta franchise, ta bonne humeur et tes blagues pas si s... ☺

Stefaniya, merci pour ta franchise en toutes circonstances, ta bonne humeur et ton amitié.

Gaël, Jodie, Laura, Cédric, Alexis merci pour tous les après-midis/soirées/nuits jeux ! Dommage qu'on n'ait pas commencé plus tôt.

Paul, merci pour ton aide, tes conseils, et pour toutes tes attentions !

Thierry, Gaëtane, Hélène, Aurélie, Alexis, Louis, Mathieu, merci pour les nombreuses soirées BBQ et à l'Auberge des Voyageurs l'été dernier.

Un grand merci à mes deux collègues de bureau, Hélène et Carine. On a souvent bien rigolé, refait 100 fois le monde, parlé de choses des fois très sérieuses, souvent très futiles (ah, ce sac à main... ☺) et seulement parfois de boulot ! Notre petit tableau blanc a vécu trois ans de notre vie, de citations des Shadocks, à l'écriture d'équations de modèles mixtes, en passant par des lapins, pas mal de nos perles et notre apprentissage du calcul des divisions à la main... Hélène, merci à toi pour m'avoir supporté pendant ces trois ans, d'un bureau à un autre ! Merci pour ton amitié, pour tous nos échanges musicaux, pour avoir refait ma culture rock, notamment par la Chanson Du Jour...

Merci à tous mes amis loin de Chizé, pour m'avoir fait sortir la tête de l'eau quand j'en avais besoin, pour m'avoir remonté le moral dans les périodes de creux et surtout pour m'avoir fait oublier ma thèse l'espace de quelques jours !! De grosses bises à Alex, Clacla, Elize, Fred, Mikou, Ririne, Stef, Vince de la part du Père Castor qui aura plus de temps maintenant pour vous raconter des histoires ☺.

Merci aussi aux amis de la Kevrenn Bro Glaz qui, chaque semaine, m'ont fait décompresser en sueur et en musique ☺. Merci aux belles rencontres que j'y ai faites, Céline, Claude, JF, Kathy, Mathilde, Murielle, Pierre, Ronan, Sophie, Sylvain, Sylvie, Virginie, merci pour tous les moments passés ensemble. Vous allez me manquer.

Merci à ma famille, qui m'a toujours soutenu, même s'ils se sont régulièrement demandé sur quoi je travaillais vraiment... La distance a fait qu'on ne s'est pas beaucoup vus en trois ans, mais je vais me rattraper maintenant ! Je vous aime tous, Maman, Papa, Papy, Mamie & Mamie, Guillaume, Jessica, Régine, Philippe, Dany. Papy... Et bien sûr Kévin, sans qui ces trois années auraient été très difficiles. Merci d'être là, pour tout.

Merci à mes parents, Clacla, Gaëtane, Hélène, Kévin et Paul pour leurs relectures attentives de cette thèse !

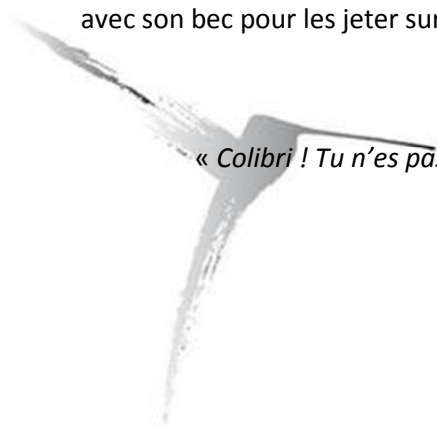
Toutes mes excuses à tous ceux que j'aurais pu oublier de remercier.

Un jour, dit la légende, il y eut un immense incendie de forêt. Tous les animaux terrifiés, atterrés, observaient impuissants le désastre. Seul le petit colibri s'activait, allant chercher quelques gouttes avec son bec pour les jeter sur le feu. Après un moment, le tatou, agacé par cette agitation dérisoire, lui dit :

« Colibri ! Tu n'es pas fou ? Ce n'est pas avec ces gouttes d'eau que tu vas éteindre le feu ! »

Et le colibri lui répondit : *« Je le sais, mais je fais ma part. »*

Un chercheur est un colibri à sa manière...



Sommaire

REMERCIEMENTS	4
SOMMAIRE	11
CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GÉNÉRALE	15
1. CONTEXTE : L'AGROECOLOGIE POUR CONCILIER LA PRODUCTION AGRICOLE ET LA PRESERVATION DE L'ENVIRONNEMENT	17
1.1. Contexte général	17
1.2. Le concept de service écosystémique	18
1.3. La biodiversité ordinaire, au cœur des services écosystémiques	20
2. LES AGROECOSYSTEMES : DE LA PARCELLE AU PAYSAGE	22
2.1. Variations environnementales à l'échelle de la parcelle	22
2.2. Variations environnementales à l'échelle des paysages agricoles	23
3. FONCTIONNEMENT DE LA BIODIVERSITE ORDINAIRE DANS LES PAYSAGES AGRICOLES	29
3.1. Dynamiques et structuration des populations dans les paysages agricoles	29
3.2. Echelle(s) d'influence de la structure paysagère	35
4. MODELE D'ETUDE : LES COLEOPTERES CARABIDAE DES AGROECOSYSTEMES	39
4.1. Ecologie des Carabidae dans les agroécosystèmes	39
4.2. Dynamique et structuration spatiale des populations	43
5. OBJECTIFS DE LA THESE ET DEMARCHE GENERALE	49
CHAPITRE 2 - INFLUENCE DES PARAMETRES LOCAUX SUR LA DYNAMIQUE D'ABONDANCE DES CARABIQUES DOMINANT LES TERRES ARABLES	53
1. CROP SUCCESSION AND HABITAT PREFERENCES DRIVE THE DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF CARABID BEETLES IN AN AGRICULTURAL LANDSCAPE	56
1.1. Introduction	57
1.2. Materials and methods	58
1.3. Results	63
1.4. Discussion	67
1.5. Acknowledgments	70
2. SUPPLEMENTARY ANALYZES ON THE DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF NUMERICALLY DOMINANT CARABID BEETLES DURING THE SUMMER-AUTUMN PERIOD IN AN AGRICULTURAL LANDSCAPE	71
2.1. Introduction	71
2.2. Material and methods	71
2.3. Results	73
2.4. Discussion	74
3. SUPPLEMENTARY ANALYZES ABOUT THE CROPPING SYSTEM: ROLE OF THE "HIDDEN" HETEROGENEITY ON HABITAT SUITABILITY FOR NUMERICALLY DOMINANT CARABID BEETLES IN AN AGRICULTURAL LANDSCAPE	75

3.1. Introduction	75
3.2. Material and methods	76
3.3. Results	77
3.4. Discussion	78
4. CONCLUSIONS	80
5. SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	81
CHAPITRE 3 - INFLUENCE DU CONTEXTE PAYSAGER ET REGIONAL SUR L'ABONDANCE ET LA DISTRIBUTION DES CARBIQUES DOMINANT LES TERRES ARABLES	85
1. SCALE DEPENDENT INFLUENCE OF LANDSCAPE COMPOSITION ON TWO DOMINANT CARABID BEETLES IN THREE CONTRASTED AGRICULTURAL REGIONS OF WESTERN FRANCE.....	88
1.1. Introduction	89
1.2. Material and methods	91
1.3. Results	95
1.4. Discussion	100
1.5. Acknowledgements	103
2. THE PROPORTIONS OF AGRO-ENVIRONMENTAL SCHEMES IN THE LANDSCAPE SURROUNDING CROPS INFLUENCE CARABID DIVERSITY	104
3. CONCLUSIONS	105
4. SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	106
CHAPITRE 4 - STRUCTURATION GENETIQUE ET SPATIALE A L'ECHELLE DU PAYSAGE DE <i>POECILUS CUPREUS</i> 111	
1. ISOLATION AND CHARACTERIZATION OF ELEVEN POLYMORPHIC MICROSATELLITE MARKERS FROM THE BENEFICIAL CARABID BEETLE, <i>POECILUS CUPREUS</i> (COLEOPTERA: CARABIDAE), AND GENETIC STRUCTURING AMONG THREE POPULATIONS FROM WESTERN FRANCE	114
1.1. Introduction	115
1.2. Material and methods	115
1.3. Results	117
1.4. Discussion	120
1.5. Acknowledgements	120
2. SPATIAL AND GENETIC STRUCTURE OF A DOMINANT CARABID BEETLE, <i>POECILUS CUPREUS</i> , IN AN AGRICULTURAL LANDSCAPE. 122	
2.1. Introduction	123
2.2. Material and methods	125
2.3. Results	131
2.4. Discussion	133
CHAPITRE 5 - DISCUSSION GENERALE.....	139

1. DYNAMIQUES SPATIALES DE L'ABONDANCE ET DE LA DISTRIBUTION D'ESPECES DOMINANTES DE COLEOPTERES CARABIQUES DANS LES AGROECOSYSTEMES.....	141
1.1. <i>Influence du type d'habitat et des systèmes de culture associés</i>	142
1.2. <i>Influence de la dynamique des paysages agricoles</i>	145
1.3. <i>Stratégies d'utilisation de la mosaïque paysagère et dynamiques de populations</i>	148
2. LA DISPERSION, UN PROCESSUS CLEF POUR LE MAINTIEN DES ESPECES DANS LES AGROECOSYSTEMES	153
2.1. <i>La dispersion : un processus clef sélectionné dans les paysages agricoles</i>	153
2.2. <i>Echelle spatiale et période des mouvements</i>	154
2.3. <i>Etude directe des mouvements entre patches d'habitats</i>	156
3. APPORTS DE NOS TRAVAUX POUR L'AMELIORATION DE LA GESTION DES PAYSAGES AGRICOLES ET MAXIMISER LES SERVICES DE REGULATION RENDUS PAR LES CARABIQUES	157
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	159
ANNEXES	195

Introduction générale

1

1. Contexte : l'agroécologie pour concilier la production agricole et la préservation de l'environnement

1.1. Contexte général

Les paysages agricoles représentent une part importante de l'occupation des sols à la surface de la Terre. La surface agricole utile (SAU) compte pour près d'un tiers des terres émergées à l'échelle du globe, environ 40% en Europe. En France métropolitaine, la SAU représente environ 28 millions d'hectares en 2010, soit plus de la moitié de la surface du pays (53%) (Eurostat). De par cette omniprésence dans les territoires, les enjeux liés aux agroécosystèmes ont des répercussions à une échelle plus globale affectant les sociétés humaines.

Dans un contexte de population humaine et de demande en nourriture croissantes, les agroécosystèmes ont subi une intensification sans précédent au cours du XX^{ème} siècle (Tilman *et al.* 2002). D'ici à 2050, la demande globale en production végétale pour la nourriture devrait doubler (Tilman *et al.* 2002), et dans un même temps celle pour la production d'énergie devrait continuer à augmenter (Barberi *et al.* 2010). L'évolution de ces demandes impose une remise en question des modes de production agricole qui a eu pour objectif essentiel la maximisation de la production. Cependant, en Europe, les pratiques intensives mises en œuvre pour atteindre cet objectif ont conduit à de nombreux effets négatifs sur le fonctionnement des agrosystèmes (Benton *et al.* 2003; DeFries *et al.* 2004). La baisse de la fertilité des sols des terres arables liée à la surexploitation a été compensée par une augmentation considérable des quantités de fertilisants apportées (azote, phosphore, potassium,...) à partir de la fin des années 1970, avec des conséquences dramatiques sur l'environnement (*e.g.*, Tilman 1999). L'utilisation massive de pesticides a accompagné l'intensification de l'agriculture au cours du XX^{ème} siècle et a conduit à une contamination et une eutrophisation quasi-généralisée des milieux aquatiques de surface et souterrains, à une pollution des sols et a contribué à l'accumulation dans l'air de gaz à effet de serre (Tilman 1999; Aubertot *et al.* 2005). L'utilisation déraisonnée de pesticides a été reconnue comme étant l'un des facteurs responsables de la perte d'une part importante de la biodiversité (Le Roux *et al.* 2008) et a entraîné le développement de résistances aux traitements chez des ravageurs et adventices de cultures (Brown 1958; Bonny 2011; Watson 2012). En matière de santé humaine, une prise de conscience des risques liés à l'utilisation de ces produits chimiques s'est développée ces dernières années, tant sur les risques encourus par les agriculteurs que par les consommateurs (*e.g.*, Eskenazi *et al.* 1999; Abdollahi *et al.* 2004; Sharpe & Irvine 2004; Aubertot *et al.* 2005; Martenies & Perry 2013). Ajouté à cela, le nombre de variétés cultivées s'est considérablement réduit et homogénéisé à l'échelle de la planète (Benton *et al.* 2003). Cette simplification généralisée des successions culturelles a accru la vulnérabilité des cultures aux

ravageurs, adventices et aléas climatiques, conduisant à une stagnation voire à une baisse des rendements (Science 2013).

C'est dans ce contexte que la gestion future des paysages agricoles devra concilier une production accrue en nourriture et énergie tout en tenant compte de nouvelles demandes sociétales et donc avec des pratiques résolument tournées vers une agriculture durable (Hails 2002; Foley *et al.* 2005; Porter *et al.* 2009). La prise de conscience, de la part de la société, des effets néfastes de l'agriculture moderne sur l'environnement (principalement sur la qualité de l'eau, l'appauvrissement des sols, la biodiversité) et la santé humaine s'est accompagnée de l'émergence de l'agroécologie comme discipline scientifique dans les années 1970 (Wezel & Soldat 2009). D'abord centrée sur des problématiques intra-parcellaires, l'agroécologie a élargi son champ d'action en intégrant l'agroécosystème dans son ensemble puis plus largement en intégrant les agroécosystèmes dans les systèmes alimentaires globaux et le fonctionnement global de la planète (Francis *et al.* 2003; Clements & Shrestha 2004; Gliessman 2007; Wezel & Soldat 2009). L'agroécologie cherche ainsi à développer de manière globale des méthodes de production agricoles permettant de protéger les ressources naturelles (Altieri 1989).

1.2. Le concept de service écosystémique

Souvent associé au Sommet de la Terre de Rio de Janeiro de 1992, le terme de « biodiversité » a été inventé en 1986 par le journaliste Walter G. Rosen puis a été repris dans un ouvrage intitulé « *Biodiversity* » (Wilson 1988). L'apparition de cette notion reflétait alors le nouveau paradigme des politiques publiques, dont les problématiques de conservation de l'environnement commençaient à ne plus être seulement axées sur une « nature » qui s'opposerait à l'homme et ses activités (vision anthropocentrée et utilitariste de la nature), mais aussi sur une protection de la « biodiversité » pour sa « valeur », intrinsèque ou pour les ressources et services rendus (Maris 2006).

Deux conceptions principales s'opposent sur la manière d'appréhender la « valeur » de la biodiversité (Maitre d'Hôtel & Pelegrin 2012). D'une part, la vision conservationniste classique, développée tout au long du XX^{ème} siècle, considère la biodiversité pour sa **valeur intrinsèque, ou patrimoniale** ; la biodiversité peut être considérée comme une fin en soi et donc toutes les espèces doivent être protégées, qu'importe leur « rôle » pour l'homme. Dans les anthroposystèmes tels que les territoires agricoles, cela a souvent conduit à la division de l'espace en zones d'activités humaines et en zones protégées, « naturelles », où se concentrent les actions de conservation (*land sparing* – Balmford *et al.* 2005; Green *et al.* 2005). La vision opposée suggère que la biodiversité possède une **valeur instrumentale**. C'est-à-dire que la biodiversité peut servir à d'autres fins qu'elle-même, notamment en fournissant des ressources et des services pour l'homme (approche fonctionnelle des

écosystèmes). Cette vision est actuellement fortement renforcée par le développement de la notion de « services écosystémiques » depuis la fin des années 1990 (Daily 1997). Cette approche suggère qu'il ne faut pas concentrer toutes les actions sur la sauvegarde de la biodiversité patrimoniale, le plus souvent restreinte aux éléments naturels et semi-naturels du territoire, mais qu'il faut s'intéresser plus largement à la biodiversité et aux services qu'elle rend pour leur valeur écologique et pour supporter les activités et le bien-être humains. L'un des enjeux porté par cette conception est de maintenir, protéger et manipuler la biodiversité afin d'optimiser les services qu'elle rend, dans une vision globale et durable des activités sur les territoires, agricoles notamment (*land sharing* – Green *et al.* 2005; Gabriel *et al.* 2009).

En 2000, l'ONU a lancé le Millenium Ecosystem Assessment (MEA), un programme d'évaluation sur cinq ans (i) des services rendus par l'environnement, et la biodiversité en particulier, sur les activités et le bien-être humains et (ii) des conséquences actuelles et futures de l'érosion de la biodiversité sur ceux-ci (MEA 2005). Le MEA définit les services écosystémiques comme tout bénéfice matériel ou immatériel que l'homme retire des écosystèmes sans avoir à agir pour les obtenir. Ils sont à différencier des « fonctions écologiques » qui les produisent, c'est-à-dire les processus naturels de fonctionnement et de maintien des écosystèmes. La classification de ces services proposée par le MEA distingue (Fig. 1.1) :

- les **services d'approvisionnement**, conduisant à la production de biens de consommation : nourriture, fibres, matériaux, bioénergie, eau douce ;
- les **services de régulation**, conduisant à l'infléchissement des processus écosystémiques en faveur des activités humaines : régulation du climat, régulation des maladies et de l'occurrence des ravageurs (contrôle biologique), pollinisation, préservation de la qualité de l'eau et de son cycle, protection face aux événements catastrophiques, lutte contre l'érosion des sols, etc. Bien qu'également utilisés directement par l'homme ils ne sont généralement pas appropriables ;
- les **services culturels**, constituant des bénéfices immatériels pour l'homme, à des fins culturelles, spirituelles, récréatives, esthétiques ;
- les **services de soutien** regroupent les services nécessaires au maintien des autres services (Fig. 1.1) : formation des sols, cycle des nutriments, production primaire (photosynthèse), etc. Ils ne sont pas utilisés directement par l'homme et ne sont pas considérés comme des services écosystémiques au sens strict.

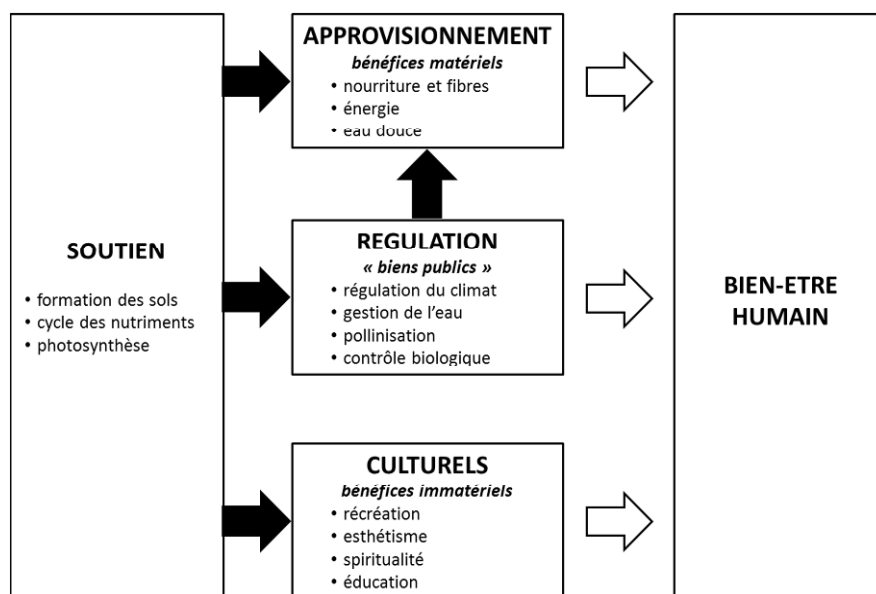


Figure 1.1 Classification des services écosystémiques d'après le MEA (adapté d'après Zhang *et al.* 2007). Tandis que les services d'approvisionnement et culturels sont directement appropriables par l'homme (flèches blanches), les services de régulation ne le sont pas et ont plutôt un statut de biens publics.

1.3. La biodiversité ordinaire, au cœur des services écosystémiques

Les agroécosystèmes sont le support d'importants services écosystémiques rendus par la biodiversité (Zhang *et al.* 2007), dont les plus importants pour la production agricole sont des services de soutien (fertilisation et formation des sols, cycle des nutriments, photosynthèse, diversité génétique...) et des services de régulation (rétention des éléments du sol, purification de l'eau, régulation du climat, pollinisation, contrôle biologique...). Néanmoins, la biodiversité cause également des préjudices ou « dyservices » à l'agriculture (Zhang *et al.* 2007). Ces préjudices sont liés d'une part aux dégâts causés par les ravageurs (insectes, mollusques, oiseaux, mammifères, champignons, bactéries, virus,...), et d'autre part aux relations de compétition s'exerçant entre les adventices et les cultures (compétition pour les ressources en eau, nutriments, pollinisateurs...). Dans un système équilibré, les préjudices causés par la biodiversité devraient être compensés par les services qu'elle rend par ailleurs. Trouver cet équilibre entre approvisionnement en nourriture et énergie d'un côté et maintien de la biodiversité et des fonctions écosystémiques de l'autre est devenu un enjeu majeur des agroécosystèmes modernes (Hails 2002; Foley *et al.* 2005; Werling *et al.* 2014).

Parmi tous les services rendus par la biodiversité, les insectes rendent principalement trois services à l'agriculture : (i) la dégradation et le recyclage de la matière organique (certains coléoptères...) ; (ii) la pollinisation (hyménoptères, diptères, lépidoptères...) ; et (iii) le contrôle biologique des ravageurs et adventices des cultures (nombreux prédateurs, parasitoïdes d'une part et herbivores et granivores d'autre part) (Losey & Vaughan 2006; Zhang *et al.* 2007; Isaacs *et al.* 2009). De par leur activité, les

insectes sont ainsi des acteurs centraux du maintien de la productivité agricole et de la réduction nécessaire des intrants chimiques (Isaacs *et al.* 2009).

La prise de conscience de l'intérêt des services écosystémiques rendus par la biodiversité s'est concrétisée par la mise en place de plusieurs politiques de gestion ces dernières années (*e.g.*, dans l'Union Européenne – Council of the European Union 2007). Parmi elles, le plan Ecophyto, qui vise à limiter l'utilisation des produits phytosanitaires en France tout en valorisant les processus écologiques et en maintenant une agriculture économiquement viable. Lancé en 2008, il fait suite aux mesures proposées lors du Grenelle de l'Environnement de 2007. Par ailleurs, une Plateforme Intergouvernementale sur la Biodiversité et les Services Ecosystémiques (IPBES) a également été lancée en 2012, dans le but de renforcer le lien entre science et politique afin de conserver et d'utiliser de manière durable la biodiversité (Balvanera *et al.* 2014).

L'agriculture fait aujourd'hui face à de nouveaux enjeux visant à revoir les stratégies de protection des cultures en diminuant fortement l'utilisation d'intrants chimiques pour améliorer la qualité de l'environnement et la santé humaine. L'agroécologie constitue une stratégie alternative au modèle agricole actuel, en se basant sur l'utilisation des services écosystémiques rendus par la nature, notamment par la biodiversité, comme supports de l'agriculture, et vice-versa.

Pour y arriver, il est aujourd'hui nécessaire de comprendre les mécanismes régulant la biodiversité ordinaire pour maximiser les services et trouver des leviers d'action pour protéger l'environnement et améliorer la productivité agricole (Balvanera *et al.* 2014). C'est la problématique actuelle de l'agroécologie, et c'est dans ce cadre général que s'insère ce travail de thèse.

2. Les agroécosystèmes : de la parcelle au paysage

Un agroécosystème peut être défini comme un écosystème modifié par l'homme dans le but d'utiliser une partie de la matière organique produite (nourriture, fibres, biomasse). L'agroécosystème est par nature multi-échelles. D'un point de vue agronomique, les parcelles sont incluses dans des exploitations, elles-mêmes incluses dans des communautés rurales, des bio-régions, etc. D'un point de vue écologique, les parcelles forment des « patches », et sont pour la plupart composées d'un seul type d'habitat¹ et incluses dans une matrice paysagère² agricole. Les agroécosystèmes forment ainsi des « macro-écosystèmes » regroupant un grand nombre d'écosystèmes et de types d'habitats différents. Les différents niveaux d'organisation des agroécosystèmes vont ainsi impliquer différents niveaux d'hétérogénéité pouvant affecter la biodiversité, de la parcelle au paysage, voire à la région (Baudry & Papy 2001; Schweiger *et al.* 2005).

2.1. Variations environnementales à l'échelle de la parcelle

A l'échelle de la parcelle, l'hétérogénéité environnementale est liée principalement aux différences de qualité des sols, de microclimat et de disponibilité en ressources, qui entraînent pour les espèces animales des différences de qualité entre les patches (Benton *et al.* 2003). Ces différences sont liées à la composition de la végétation présente dans la parcelle, mais également aux pratiques agricoles, qui entraînent des modifications de la qualité des habitats, des perturbations et des stress environnementaux plus ou moins importants (Encadré A). Ces pratiques sont regroupées dans un « itinéraire technique », qui varie entre cultures mais également entre parcelles d'un même type de culture, ce qui conduit à parler d'hétérogénéité « cachée » (Vasseur *et al.* 2013). En effet, ces pratiques, comme par exemple celles utilisées lors de l'implantation des cultures, peuvent avoir un effet important sur la dynamique des organismes qui y vivent, mais ne pas se traduire par des différences visuellement perceptibles par l'homme. Ces pratiques sont d'ordre physique ou chimique. Parmi elles, certaines sont mentionnées comme particulièrement importantes pour de nombreux taxa :

- le **labour** peut affecter les espèces directement, permettant ou non la survie des individus en fonction du cycle biologique des espèces. Ainsi, des espèces dont la forme de survie hivernale est située dans le sol des parcelles cultivées sont fortement affectées par des labours

¹ Le **type d'habitat** réfère au type d'association végétale présente dans une zone. « L'habitat » en tant que tel représente plus que la simple association végétale et la structure de la végétation : il peut être défini comme les ressources et conditions présentes dans une zone entraînant l'occupation – incluant la survie et la reproduction – par un organisme donné (Hall *et al.* 1997). L'habitat est donc espèce-spécifique et inclut une dimension fonctionnelle, contrairement au type d'habitat.

² La **matrice paysagère** est la « mosaïque de patches d'habitats au sein de laquelle se trouve un patch particulier étudié (ou patch focal). L'étendue spatiale du paysage peut différer selon les types d'organismes considérés ; cependant, les paysages occupent généralement une échelle spatiale intermédiaire comprise entre le domaine vital d'un organisme et sa distribution régionale » (Dunning *et al.* 1992).

automnaux. L'effet du labour peut être indirect en modifiant la qualité des sols (compaction, teneur en eau, porosité, température,...) (Franzluebbers *et al.* 1995; McLaughlin & Mineau 1995; Cortet *et al.* 2002b; Holland 2004; Krogh *et al.* 2007; Hatten *et al.* 2007; Shrestha & Parajulee 2010) ;

- l'ajout de **fertilisants** a généralement des effets indirects sur les organismes en modifiant la composition physico-chimique des sols et le couvert végétal dans les parcelles cultivées (en supprimant les adventices) et dans les bordures de parcelle (par débordement lors des applications) affectant les espèces (Cortet *et al.* 2002a; Robinson & Sutherland 2002; Benton *et al.* 2002; Cole *et al.* 2005), tandis que l'application de **traitements pesticides** peut agir directement ou indirectement sur la mortalité des individus, ciblés ou non ciblés ;
- la **rotation culturale** induit un changement annuel et brutal d'habitat, non prévisible par les organismes. Ce changement est lié à une décision prise par l'agriculteur d'organiser temporellement les cultures au sein de ses parcelles, en successions culturales (Joannon *et al.* 2008; Thenail *et al.* 2009). Son effet est difficilement dissociable des pratiques impliquées (labour, semis) et des cultures implantées. Du fait d'un itinéraire technique qui leur est propre, les cultures combinées dans une succession définissent une grande partie des paramètres de la rotation, et notamment la date à laquelle elle a lieu (la Fig. 1.2 indique les périodes d'implantation et de récolte de quatre cultures annuelles dominantes dans l'ouest de la France). D'un intérêt agronomique fort pour l'agriculteur (lutte contre les maladies, les ravageurs et les adventices – INRA 2001), la rotation de cultures n'est pas sans conséquence sur les auxiliaires de cultures. Cependant, peu de choses sont connues sur leur effet sur ces derniers. Ce travail a en partie pour objectif d'augmenter les connaissances à ce sujet.

2.2. Variations environnementales à l'échelle des paysages agricoles

Les paysages sont caractérisés par les relations qui existent entre leurs différents éléments et qui affectent la structure paysagère (Turner 1989 – Encadré B). Du fait de la variabilité locale des habitats (fonctionnelle et temporelle), les paysages agricoles constituent des environnements très hétérogènes spatialement et temporellement.

Pendant longtemps, la diversité fonctionnelle caractérisant les différents habitats (*i.e.*, la variabilité des fonctions remplies par les différents types d'habitats) n'a que très rarement été considérée à l'échelle du paysage agricole ; en effet, la conceptualisation des paysages se réduit généralement à une

Encadré A. Typologie des types d'habitats et des pratiques agricoles

Les agroécosystèmes européens de grandes cultures sont composés de types d'habitats plus ou moins artificialisés, des habitats (semi-)naturels en voie de régression aux habitats totalement artificiels comme les zones urbaines ou les routes. Les habitats non-urbains restent dominants, et trois catégories peuvent en être faites :

- les **habitats pérennes**, stables sur un temps très long (*e.g.* bois, prairies permanentes, vergers, vignes, haies, bandes enherbées) ;
- les **habitats semi-pérennes**, à durée d'implantation inférieure (*e.g.* prairies temporaires et artificielles) ;
- les **cultures annuelles**, implantées pour moins d'un an, à des dates très variables selon les plantes cultivées (Fig. 1.2).

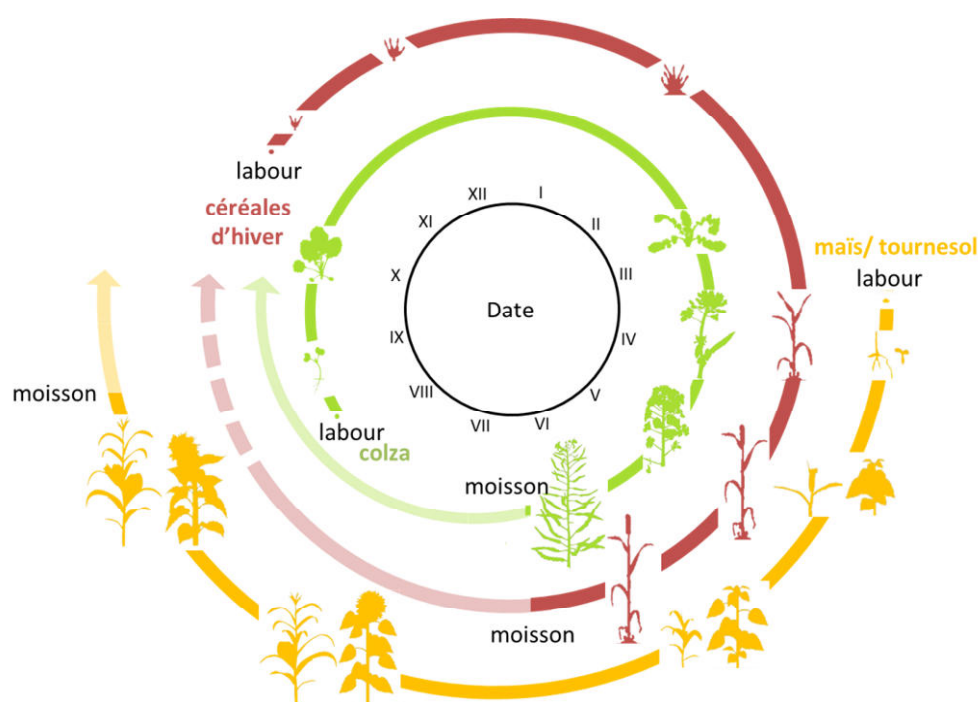


Figure 1.2 Comparaison des cycles de culture des principales espèces cultivées dans l'ouest de la France : colza d'hiver (vert), céréales d'hiver (rouge) et cultures de printemps (maïs et tournesol — jaune). Les parties plus claires des flèches représentent la période durant laquelle les chaumes et les repousses sont encore présents dans la parcelle. La durée de maintien des chaumes avant labour dépend de la culture qui sera implantée ensuite, particulièrement variable pour les céréales d'hiver.

Le « type d'habitat » intègre ce qui est directement affecté par la structure de la végétation (*e.g.* disponibilité en ressources, microclimat), mais également les pratiques sous-jacentes propres. L'**organisation temporelle et la cohérence des pratiques agricoles** réfèrent à deux concepts (Vasseur *et al.* 2013) :

- la **séquence temporelle des conduites agricoles**, qui est la combinaison logique et ordonnée des pratiques implémentées dans un type d'habitat particulier, lui-même implanté dans un patch particulier ;
- dans le cas des parcelles cultivées, le **système de culture, soit la rotation et la gestion pluriannuelle des cultures** (ou successions culturales).

Les pratiques agricoles regroupent toutes les activités menées par les agriculteurs au sein et entre les patches. Elles peuvent être regroupées en trois grands types (Thenail & Baudry 2001) :

- les **pratiques de production**, concernant « toutes les pratiques réalisées visant à mettre en place et conduire des cultures, prairies, dans le but de réaliser une ou plusieurs production(s) » : par exemple, le semis et la fauche des cultures, le pâturage, l'épandage de fertilisants ou de produits phytosanitaires...
- les **pratiques d'entretien**, servant à « maintenir en l'état les éléments du territoire de l'exploitation » : par exemple, l'égale des bordures et haies, le travail du sol...
- les **pratiques d'aménagement**, visant à « modifier la structure des éléments paysagers », ce qui peut conduire à un changement de fonction de ces éléments : par exemple, le regroupement de deux parcelles, l'arasement ou la plantation de haies...

mosaïque d'habitats favorables répartis dans une matrice hostile et reliés entre eux par des corridors³ ou des pas japonais (*stepping stone*)⁴ (Roschewitz *et al.* 2005; Vandermeer *et al.* 2010; Fahrig *et al.* 2011; Vasseur *et al.* 2013).

En effet, une grande partie des études en écologie du paysage considèrent cette matrice comme une barrière à la dispersion où sont noyés des fragments d'habitats favorables de qualité variable, procurant différents degrés de perméabilité ou de connectivité structurelle à la mosaïque paysagère. Cette vision d'une matrice agricole totalement hostile (du fait du caractère éphémère de la plupart des habitats des patches agricoles) est justifiée lorsque l'on s'intéresse à la biodiversité inféodée aux éléments (semi-)naturels. Ainsi, l'opposition généralisée entre compartiments (semi-)naturels et annuels dans les études d'écologie du paysage est liée au peu d'intérêt porté jusqu'ici à la biodiversité ordinaire présente dans les cultures. Mais la réduction de la quantité d'habitats pérennes ou de linéaires de haies n'induit pas nécessairement une perte de biodiversité (Burel *et al.* 1998; Niemelä

³ Le **corridor** est le lien physique entre patches d'habitats au sein d'un paysage pouvant servir de passage par lequel les organismes se déplacent ou échangent, ou d'habitat au sein duquel les organismes se nourrissent ou se reproduisent sur le chemin d'un patch à un autre (Freemark *et al.* 2002).

⁴ Le **pas japonais** constitue un patch d'habitat favorable « étape » entre patches plus grands d'habitat favorable aux échelles paysagère, régionale et plus larges.

2001). En effet, les patches cultivés jouent un rôle important dans le maintien de la biodiversité ordinaire comme habitats pour certaines espèces. Aussi est-il nécessaire de considérer la diversité de la matrice dans son ensemble comme support de biodiversité (Vasseur *et al.* 2013).

Encadré B. Caractérisation de la structure des paysages agricoles en écologie du paysage.

L'écologie du paysage est un domaine de recherche visant à étudier les effets sur les organismes vivants de la variation spatiale dans les paysages à différentes échelles. Afin de caractériser les paysages, un grand nombre d'indices ont été développés afin d'exprimer les relations existant entre leurs différents éléments. Le but de cet encadré n'est pas de lister tous ces indices, mais de décrire et développer quelques caractéristiques majeures des variables paysagères qui peuvent agir sur les dynamiques de population (Fig. 1.3).

La **structure des paysages** possède deux grandes composantes : la composition et la configuration paysagères. La **composition paysagère** représente les quantités relatives de chaque type d'habitat dans le paysage. La **configuration paysagère** réfère quant à elle à l'agencement spatial et à la structure physique des éléments paysagers. Ces deux composantes peuvent être analysées sur un même paysage à une même échelle. Ces deux paramètres vont affecter l'**hétérogénéité paysagère**, qui est caractérisée par le nombre de types d'éléments (diversité paysagère) et/ou la complexité de l'arrangement spatial de ces éléments. Plus un type d'habitat particulier est présent dans le paysage, plus ce paysage est considéré comme homogène.

Le **degré de fragmentation** d'un habitat est défini par la réduction de superficie d'un habitat et par son degré d'isolement (*i.e.*, par la baisse de la connectivité structurelle du paysage). Dans les études d'écologie du paysage traitant des agroécosystèmes, les types d'habitat dont le degré de fragmentation est généralement analysé sont les habitats (semi-)naturels comme le réseau de haies, les prairies permanentes ou les éléments boisés.

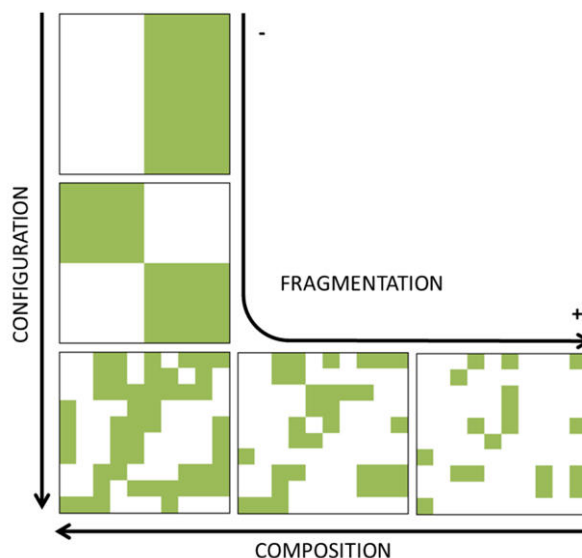


Figure 1.3 Principaux indices de structuration paysagère utilisés en écologie du paysage : composition, configuration et fragmentation du paysage.

En plus d'être spatialement hétérogènes, les paysages agricoles sont des environnements dynamiques. Cette dynamique se manifeste à différentes échelles temporelles. La première, la plus grande, est liée à l'évolution des activités humaines sur un territoire au cours des décennies, conduisant à une modification importante de l'usage des sols : destruction des habitats naturels (landes, zones humides, forêts naturelles) au profit des prairies semées, cultures, forêts exploitées et zones urbanisées. En Europe de l'Ouest, ces modifications se sont faites progressivement au cours des siècles, mais le processus s'est accéléré dans la seconde moitié du XX^{ème} siècle, avec le remembrement et le passage de paysages bocagers et hétérogènes à des plaines agricoles de grandes cultures (Fig 1.4). Spatialement, cela s'est traduit par une spécialisation des productions à l'échelle régionale et par une augmentation de la taille des parcelles de cultures annuelles au détriment des habitats non cultivés. Temporellement, on a observé une simplification des successions avec la mise en place de seulement quelques variétés régnant sur les marchés. Ainsi, le XX^{ème} siècle a connu une homogénéisation spatiale et temporelle importante des paysages agricoles.

Le deuxième facteur majeur d'hétérogénéité temporelle dans les agroécosystèmes, évoqué plus haut, est lié à la rotation des cultures annuelles. Du fait que ce processus va affecter le type d'habitat au sein des patches, cela va se répercuter à plus grande échelle spatiale et affecter la structure des paysages agricoles dans le temps. De plus, en fonction des cultures impliquées dans la succession, la rotation n'aura pas lieu à la même période de l'année. De ce fait, les paysages agricoles sont continuellement en « mouvement », avec des habitats apparaissant et disparaissant plus ou moins « au



Figure 1.4 Evolution de la structure paysagère de la plaine agricole autour d'une commune de l'ouest de la France (Prissé-la-Charrière, 79) suite à l'intensification des systèmes de culture, entre 1958 et 2002 (source : IGN).

hasard » dans le paysage. Ainsi, la disponibilité (*composition*) et la répartition (*configuration*) des habitats dans le paysage ne sont le plus souvent pas prédictibles par les organismes.

Les habitats composant les agroécosystèmes sont fonctionnellement diversifiés, de par la nature de la végétation et des perturbations y ayant lieu. De plus, la majorité des patches d'habitats occupés par des cultures annuelles changent de nature tous les ans suite aux rotations, sources majeures de perturbation pour les organismes. En conséquence, les paysages agricoles constituent une mosaïque complexe d'habitats, dont la structuration est fortement hétérogène spatialement et temporellement.

Une telle variabilité multi-échelles de l'environnement est susceptible de fortement affecter le fonctionnement de la biodiversité ordinaire dans les agroécosystèmes.

3. Fonctionnement de la biodiversité ordinaire dans les paysages agricoles

Excepté pour les ravageurs, nous faisons face aujourd'hui à une méconnaissance importante de l'écologie et des comportements des espèces inféodées aux habitats agricoles, et de leur dynamique de distribution entre et au sein des habitats. Dans le but d'établir des mesures agroécologiques efficaces, déterminer les facteurs jouant sur la distribution et l'abondance de ces espèces dans l'espace et le temps est un enjeu majeur, à la fois pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes et pour améliorer les services écosystémiques rendus.

L'hétérogénéité paysagère affecte un grand nombre de processus impliqués dans le fonctionnement des populations dans les agroécosystèmes (Forman 1995). En effet, l'hétérogénéité fonctionnelle et l'hétérogénéité temporelle des habitats (cultivés ou non) sont susceptibles d'affecter les dynamiques spatiales des populations et par conséquent leur structuration à l'échelle des paysages (Forman & Godron 1981; Baudry & Papy 2001).

3.1. Dynamiques et structuration des populations dans les paysages agricoles

3.1.1. *Dynamiques de populations : concepts théoriques*

Traditionnellement, la richesse spécifique ou l'abondance des organismes sont souvent considérées comme seulement fonctions de la variation locale de la disponibilité en ressources, de la structure de la végétation (pour les animaux), ou de la taille des patches d'habitat (MacArthur & MacArthur 1961; Willson 1974; Cody 1985). Dans la **théorie de la biogéographie des îles** (MacArthur & Wilson 1967), ces patrons sont dépendants de deux processus : le taux de colonisation (affecté par l'éloignement entre les îles), et le taux d'extinction des espèces (affecté par la quantité d'habitats colonisables, donc la taille de l'île). La structure de la matrice séparant ces îles et les capacités de dispersion des espèces ne sont pas prises en compte. Ces îles peuvent être « vraies » (ou océaniques) ou « d'habitat » (*i.e.*, des patches d'habitats isolés d'autres patches semblables par des barrières plus ou moins difficiles à franchir – Blondel 1995). Les patches d'habitat des agroécosystèmes constituent un exemple parfait d'insularité continentale du fait du morcellement important de ces écosystèmes.

Se basant sur ce constat, Levins (1969) développe le **concept de métapopulation** afin d'étudier la dynamique des populations de ravageurs de cultures dans le but de mieux gérer l'utilisation de pesticides. Ce concept suggère que les îles (ou patches d'habitat) fonctionnent comme des sous-populations échangeant entre elles des individus selon un taux de dispersion limité et égal entre patches, qu'importe la distance qui les sépare (approche classique, spatialement implicite). Leur ensemble forme une métapopulation. Dans ce modèle, les îles (ou patches d'habitat) sont similaires et petites, les populations présentes ne peuvent pas être viables sur le long terme et sont amenées à

s'éteindre localement. L'habitat restant néanmoins favorable, l'île pourra être recolonisée ultérieurement. La métapopulation est composée de sous-populations s'éteignant dans certains patches, qui sont ensuite recolonisés suffisamment rapidement pour maintenir la métapopulation viable (Fig. 1.5a). Le **modèle « îles-continent »** est basé sur la théorie de la biogéographie des îles de MacArthur & Wilson (1967), avec un ensemble de petites îles situées autour d'une très grande île dont le taux d'extinction est nul et servant de source aux petites îles alentours (Fig. 1.5c). D'autres modèles ont ensuite été développés, intégrant notamment des taux de colonisation variables selon la distance entre les îles (approche spatialement explicite – Fig. 1.5b). Les paramètres de ces modèles de métapopulations sont les taux d'extinction, de colonisation et/ou de migration entre patches, qui peuvent être fonction de la distance entre ces patches.

Dans tous ces modèles de métapopulation, la qualité des habitats dans chacun des patches est la même. Or cela est très peu réaliste. Ces modèles théoriques sont donc peu applicables directement dans les études d'écologie. Le **modèle « source-puits »** (Pulliam 1988) ajoute un niveau de complexité à la dynamique des métapopulations en incluant des qualités variables aux différents patches, affectant le taux de croissance des sous-populations (Fig. 1.5d). Dans ce modèle, l'équilibre d'un patch est défini par les taux d'émigration et immigration entre lui et les autres patches et par les taux de natalité et de mortalité, qui lui sont propres. Les patches « sources » ont un taux de natalité plus important que nécessaire pour maintenir la sous-population à l'équilibre, dû à une grande richesse en ressources ; l'excès d'individus migre alors vers les patches voisins. Les sous-populations des patches « puits » quant à elles ont un taux de croissance négatif (taux de natalité plus faible que le taux de mortalité), dû à un manque de ressources ; sans l'immigration d'individus depuis les sources pour compenser ces pertes, la sous-population est vouée à disparaître. De plus, pour survivre, la métapopulation doit globalement être à l'équilibre ou avoir un taux de croissance positif. Ce modèle a été conceptualisé dans un environnement théorique où la qualité des patches est stable au cours du temps. Des environnements aussi stables sont assez rares dans la nature, et ce n'est particulièrement pas le cas des agroécosystèmes. En effet, la qualité des patches varie régulièrement, en fonction des changements de type d'habitat, de l'évolution de la phénologie de la végétation et des successions végétales, et des perturbations. Les agroécosystèmes constituent ainsi un cas extrême d'instabilité, car perpétuellement dynamiques. Vandermeer *et al.* (2010) ont développé l'idée d'un **modèle source-puits en environnements dynamiques**, où tous les patches de la matrice paysagère sont temporaires, certains étant sources, d'autres puits. Les puits sont de « qualités » variables ; même s'ils sont puits (sous-populations vouées à l'extinction, taux de croissance négatif), les individus peuvent émigrer d'un puits vers un autre puits avant leur extinction, d'où une propagation entre puits (*propagating sinks*). Les sources sont aussi de « qualités » variables ; en tant que sources elles contribuent à l'échange de migrants vers d'autres habitats, mais les sous-populations peuvent néanmoins s'éteindre

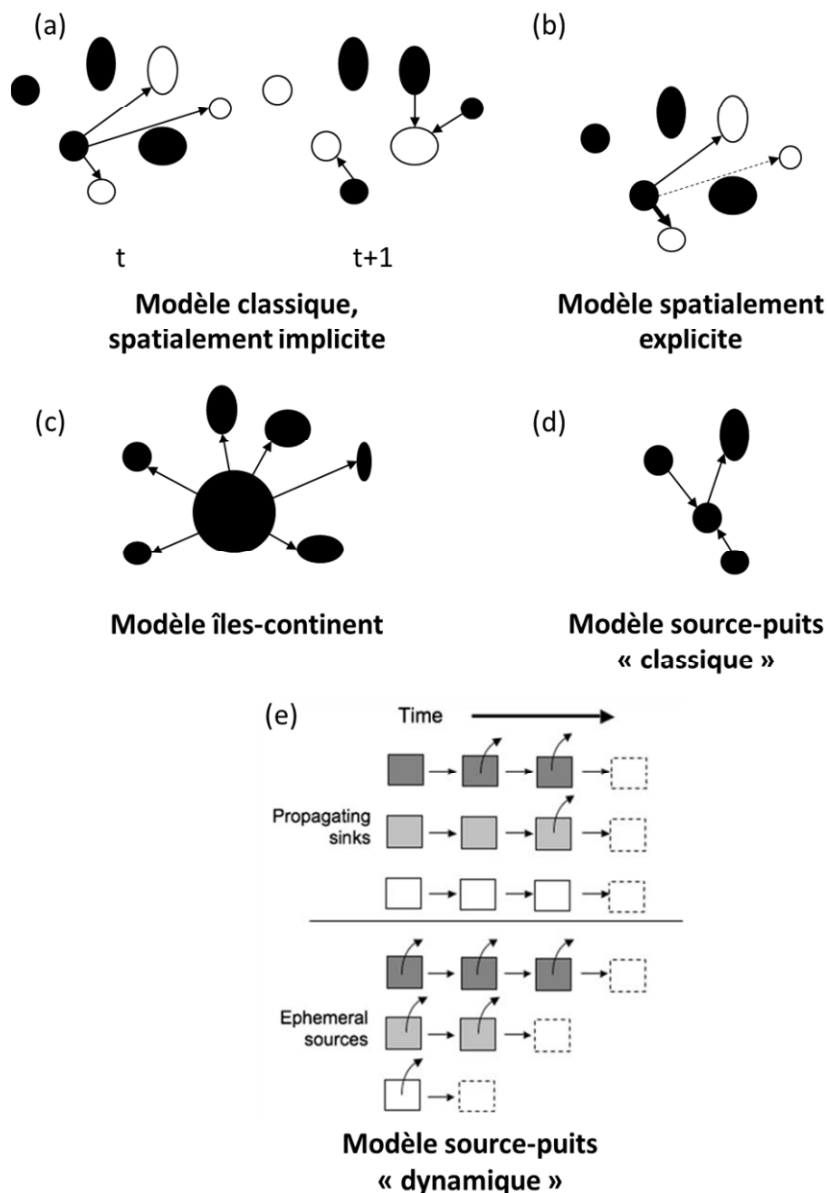


Figure 1.5 Présentation des différents modèles de dynamiques de populations structurées en métapopulations. (a-c) modèles théoriques à l'origine du concept, pour lesquels la qualité des habitats ne varie pas entre les patches ; (a) modèle classique, spatialement implicite initialement proposé par Levins (1969), considérant les flux de migrations équiprobables entre patches, qu'importe la distance les séparant ; (b) modèle similaire mais affectant des valeurs de flux variables selon la distance séparant les patches d'habitat ; (c) modèle tiré du concept de biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson 1967), où les flux migratoires partent d'une grande île (ou continent) où la population n'est pas vouée à l'extinction, vers les petites îles autour. (d-e) modèles tirés du concept des métapopulations mais intégrant une notion de qualité variable entre patches d'habitats, certains permettant une croissance positive de la sous-population (*sources*), d'autres une croissance négative (*puits*) ; (d) modèle où la qualité d'un patch est fixe au cours du temps (Pulliam 1988) ; (e) modèle où les patches sont temporaires, et dont la qualité dépend du nombre d'individus pouvant émigrer (*propagating sinks*) ou du temps pendant lequel il est présent et favorable à la reproduction (*ephemeral sources*) (Vandermeer *et al.* 2010).

du fait de leur nature éphémère (*ephemeral sources*). Ainsi, dans le modèle conceptualisé par Vandermeer *et al.* (2010), la qualité des puits dépend du nombre d'individus pouvant quitter le patch avant son extinction, alors que la qualité des sources dépend du temps durant lequel l'habitat (ou la population) existe (Fig. 1.5e).

Le modèle de Vandermeer *et al.* (2010) est le modèle théorique qui se rapproche le plus du fonctionnement probable des populations dans les agroécosystèmes. Néanmoins il ne prend pas entièrement en compte la complexité de la dynamique spatiotemporelle des habitats dans les agroécosystèmes, et notamment le fait que, comme les habitats cultivés changent du tout au tout annuellement, la nature d'un patch peut changer au cours du temps.

3.1.2. Rôle de la dispersion dans les dynamiques et la structuration des populations

Parmi les différents processus impliqués dans la survie et les dynamiques des populations, la dispersion est un facteur clé, créant le lien entre toutes les sous-populations dans la mosaïque paysagère. La dispersion est définie comme « le mouvement d'un individu de son site de naissance au site de reproduction (*dispersion natale ou pré-reproductive*) ou son mouvement entre des sites de reproduction successifs (*dispersion post-reproductive ou reproductive simple*). [La dispersion] est le mécanisme principal conduisant au flux de gènes au sein et entre les populations » (Matthysen 2012). Elle est composée de trois phases : le départ d'un patch d'habitat (émigration), la phase de mouvement en tant que telle, et l'arrivée dans un nouveau patch d'habitat (immigration) (Baguette & Van Dyck 2007; Ronce 2007; Clobert *et al.* 2009). De nombreux facteurs affectent chacune de ces phases, liés à la fois à l'individu mais également à la structure du paysage et aux caractéristiques propres à chaque type d'habitat. La dispersion est un processus « risqué ». L'individu se dispersant n'est en effet pas sûr de survivre au déplacement ni de trouver un patch d'habitat favorable où se reproduire. C'est donc un trait d'histoire de vie soumis à de nombreuses pressions sélectives (Matthysen 2012) ; les bénéfices à se disperser doivent être supérieurs aux coûts de *fitness* engendrés.

La dispersion est un processus permettant de faire le lien entre toutes les sous-populations dans un paysage. Elle permet la cohésion génétique entre ces sous-populations, de limiter les effets des extinctions locales par la recolonisation et la recherche de conditions environnementales favorables (*e.g.*, Ronce 2007). Dans des environnements spatiotemporellement hétérogènes comme les agroécosystèmes, la propension des individus à pouvoir se disperser est un avantage pour la survie d'une population, particulièrement pour les espèces qui utilisent des habitats cultivés. Le taux de renouvellement des habitats et les différences de qualités entre eux sont tellement importants que rester sur place paraît plus risqué que de se disperser. Une sélection des espèces basée en partie sur ce trait dans les environnements instables est ainsi fortement envisageable (Ronce *et al.* 2000; Matthysen

2012). D'une part, la dispersion permet la distribution de la descendance de mêmes parents dans et à travers des conditions différentes (*bet hedging* – Olofsson *et al.* 2009). D'autre part, comme trait plastique ou conditionnel, la dispersion permet à l'individu de quitter des conditions locales défavorables (surpopulation, absence de partenaire sexuel ou de nourriture). Associée au précédent point, cette caractéristique du trait de dispersion permet aux organismes d'exploiter des habitats éphémères dont la qualité peut se détériorer rapidement. La dispersion fait partie d'un ensemble de traits coadaptés symptomatiques des espèces se maintenant dans les habitats instables, et est associée à une forte reproduction et à un cycle de vie court (Grime 1974, 1977; Ronce *et al.* 2000). Ces espèces ont été décrites comme des espèces « fugitives » (Hutchinson 1951; Horn & Mac Arthur 1972; Tilman 1994), « rudérales » (Grime 1977), ou « colonisatrices » (Baker & Stebbins 1965).

La dispersion est un processus difficile à mesurer. Plusieurs méthodes ont été développées afin d'étudier, directement ou indirectement ce processus. La première catégorie de méthodes étudie les déplacements des individus de manière directe, au moyen de captures, marquage, recaptures (CMR) des individus ou de suivis télémétriques. Ces méthodes permettent d'obtenir des mesures précises des paramètres démographiques et des causes pouvant potentiellement les affecter. Cependant, le coût financier et humain de telles études ne permet pas de suivre un grand nombre d'individus, et il reste donc très difficile de généraliser ces résultats, en particulier chez les espèces dont la taille efficace des populations est très grande. La deuxième catégorie de méthodes s'appuie sur des outils d'analyses permettant d'étudier les processus populationnels de manière indirecte : échantillonnage à l'échelle des populations à une large échelle, analyses de génétique des populations, etc. Ces méthodes indirectes ne permettent pas d'établir directement les paramètres démographiques mais offrent une vision assez fine des dynamiques globales des populations. En effet, la limitation de la dispersion est l'une des causes majeures de structuration spatiale et génétique des populations et d'autocorrélation de la distribution des individus dans l'espace (Ronce 2007; Dormann *et al.* 2007; Bahn *et al.* 2008). Du fait des caractéristiques paysagères et de la probabilité de dispersion efficace, la taille et la proximité génétique de sous-populations voisines sont plus ou moins dépendantes des autres. Pour deux sous-populations voisines liées par un processus écologique comme la dispersion, nous pouvons par chance nous attendre à une abondance et à un degré d'apparement plus ou moins semblables (Legendre 1993). Et la distance maximale à laquelle cette dépendance spatiale aura lieu sera principalement fonction du processus de dispersion (taux et distance). Pour comprendre de quelle manière structure environnementale et structure génétique des populations sont liées, un nouveau champ disciplinaire s'est développé depuis une dizaine d'années : la génétique du paysage. Elle a pour vocation d'évaluer l'effet des variables paysagères sur le flux de gènes entre demeures d'une même population (Manel *et al.* 2003; Storfer *et al.* 2007, 2010; Holderegger & Wagner 2008), en utilisant des outils provenant à la

fois de l'écologie du paysage (quantification de la structure paysagère entre les dèmes étudiés) et de la génétique des populations traditionnelle (quantification du flux de gènes entre ces mêmes dèmes).

3.1.3. Effets de la structure du paysage sur la dynamique des populations

Du fait des différences fonctionnelles existant entre les types d'habitats composant la mosaïque paysagère, il est important d'identifier le rôle de chacun d'eux et de leur agencement dans le paysage sur les dynamiques et la structuration des populations de la biodiversité ordinaire (Dunning *et al.* 1992; Burel & Baudry 1999).

Le rôle des habitats éphémères comme supports de maintien et de structuration de la biodiversité ordinaire est majeur dans les agroécosystèmes (Vasseur *et al.* 2013). Peu d'espèces sont uniquement inféodées aux habitats semi-naturels. La survie de ces espèces dépend principalement du degré de connectivité des habitats semi-naturels (*e.g.*, espèces forestières de carabiques à faible capacité de dispersion - Niemelä 2001 ; certains criquets - Weyer *et al.* 2012; Badenhausser *et al.* 2012). Pour une grande partie des espèces constituant la biodiversité ordinaire des agroécosystèmes, le paysage est plutôt une mosaïque de patches d'habitats non indépendants mais en interaction spatiale et temporelle. Pour ces espèces, la qualité des paysages varie selon la proportion et l'organisation des différents types d'habitats (dont les cultures annuelles) dans la matrice paysagère (Fahrig *et al.* 2011; Macfadyen & Muller 2013) ; la plupart dépendent des cultures et des éléments semi-naturels à au moins un moment de leur cycle de vie, ou sont amenés à les traverser pour se disperser (Tscharntke & Brandl 2004). Les dynamiques populationnelles de ces espèces sont régulées par la structure de l'ensemble de la mosaïque paysagère. L'influence du paysage est liée à deux facteurs modérateurs principaux (Tscharntke *et al.* 2012).

Le premier facteur est lié aux « mouvements » (de dispersion, de recherche de nourriture...) d'un type d'habitat à un autre (*cross-habitat spillover*). Dans un paysage les patches d'habitats ne sont pas indépendants, mais peuvent se compléter ou se supplémenter pour fournir les ressources nécessaires aux organismes tout au long de leur cycle de vie (Dunning *et al.* 1992 – Encadré C, Fig. 1.6a-b). De plus, du fait des différences de qualités entre types d'habitats, des relations source-puits et des effets de voisinage entre les patches se créent grâce aux mouvements inter-patches (Dunning *et al.* 1992 – Encadré C, Fig. 1.6c-d).

Le deuxième facteur modérateur est lié à des processus de dilution/concentration des populations entre les patches dans le paysage (*landscape-moderated concentration and dilution*). Lorsque la quantité d'habitats favorables est importante dans la mosaïque paysagère les individus d'une population peuvent se répartir à faible densité sur l'ensemble de la surface en habitat disponible, par

un « effet de dilution » (Tscharntke *et al.* 2012). Cette distribution sur une grande surface (*e.g.*, dominance d'un habitat favorable) peut entraîner une réduction de la densité de population localement (Parsa *et al.* 2011; Vasseur *et al.* 2013; Haenke *et al.* 2014). A l'inverse, lorsque la quantité d'habitat favorable diminue dans le paysage, la population se concentre dans les rares patches disponibles (« effet concentration » – Tscharntke *et al.* 2012; Vasseur *et al.* 2013). Du fait de la rotation des cultures chaque année dans la plupart des patches du paysage, modifiant sans cesse la composition paysagère en habitats favorables, les patrons de dilution et de concentration peuvent être très éphémères (Tscharntke *et al.* 2012).

La présence sur le long terme d'une espèce à un endroit donné dépend de la disponibilité en habitats favorables et des échanges dynamiques entre les habitats dans le paysage, pouvant être affectés par la composition et la configuration paysagère. La diminution de la qualité et du degré de connectivité d'un paysage pour une espèce peut ainsi affecter la probabilité de survie des populations locales en limitant la probabilité que la dispersion soit efficace (Fahrig & Merriam 1985). Il est donc important de s'intéresser à la perméabilité de chaque habitat pour une espèce donnée pour pouvoir déterminer la « connectivité fonctionnelle » des paysages. Cette connectivité fonctionnelle comprend deux composantes : la probabilité qu'un animal quitte le patch d'habitat dans lequel il se trouve et, une fois sorti, la probabilité que la dispersion permette avec succès d'atteindre un nouveau patch d'habitat (Ewers & Didham 2006). Comme nous l'avons vu précédemment, le premier point est principalement dépendant de la variabilité temporelle de la qualité des habitats (évolution de la phénologie de la végétation, perturbations, rotations...). Le second va être affecté d'une part par les capacités de dispersion des individus, et d'autre part par la disponibilité en habitats et la fragmentation de ceux-ci dans le paysage. De plus, le mouvement des individus entre ces patches d'habitats peut être affecté par la qualité de la matrice. Le degré de résistance de la matrice varie selon le type de patches qui la composent ainsi que selon la quantité de patches favorables aux mouvements et leur arrangement spatial (*e.g.*, Fletcher *et al.* 2014).

3.2. Echelle(s) d'influence de la structure paysagère

S'intéresser à l'influence de la structure du paysage sur les populations implique de savoir à quelle(s) échelle(s) elles sont influencées. Nous avons précédemment vu que les populations étaient à la fois affectées par des paramètres locaux (intra-patches) et par le contexte paysager. L'importance relative de la qualité des habitats localement et des prédicteurs paysagers sur l'abondance et la distribution des individus varient fortement selon les espèces, et ce du fait que les espèces sont plus ou moins susceptibles aux variations qualitatives des habitats au cours du temps et à la structure paysagère. Ainsi, plusieurs études ont montré que les insectes herbivores étaient directement affectés par les caractéristiques de la communauté de plantes présente dans le patch, alors que les prédateurs et

parasitoïdes étaient eux davantage influencés par les facteurs paysagers (comme le degré de fragmentation et l'isolement des patches) (*e.g.*, Zabel & Tschardt 1998; Kruess & Tschardt 2000; Stoner & Joern 2004). De plus, les dynamiques de populations affectées par les pratiques et devant utiliser plusieurs types d'habitats au cours de leur cycle de vie sont susceptibles de dépendre d'échelles spatiales supérieures à celle de la parcelle (*e.g.*, Dunning *et al.* 1992).

Néanmoins le contexte paysager ne correspond pas à une échelle spatiale particulière, mais il peut être étudié à diverses échelles. L'échelle d'influence de la structure paysagère est espèce-spécifique, et correspond à l'échelle à laquelle les individus perçoivent et interagissent avec la structure du paysage via la dispersion et leurs mouvements en général (Keitt *et al.* 1997; With *et al.* 1999; Tschardt *et al.* 2005; Blaschke 2006). Déterminer l'échelle régissant ces interactions permet ainsi d'identifier « l'échelle spatiale fonctionnelle » de l'espèce étudiée, qui serait le reflet de la manière dont les individus perçoivent et exploitent leurs ressources dans un environnement hétérogène (Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Thies *et al.* 2003; Rusch *et al.* 2012). Ainsi, la structure du paysage est un filtre échelle-dépendant, agissant de manière différenciée selon les capacités de mobilité des espèces (Keitt *et al.* 1997). Par exemple, Aviron *et al.* (2005) ont montré que les carabiques de grande taille (peu mobiles) répondaient aux variables paysagères entre 50 et 250 m, tandis que pour les espèces de petite taille (plus mobiles), la distance maximale étudiée de 500 m ne semblait pas suffisante pour détecter des effets paysagers.

Cette échelle est difficile à définir *a priori*, et doit être identifiée en étudiant la corrélation entre les processus populationnels d'intérêt (dispersion, recherche de nourriture, de partenaire sexuel...) et les caractéristiques paysagères à différentes échelles spatiales (Wiegand *et al.* 1999; Steffan-Dewenter *et al.* 2002). Comme les espèces répondent aux contextes environnementaux au travers d'une large gamme d'échelles (Wiens 1989; Holland *et al.* 2004), sélectionner une échelle *a priori* qui n'est pas l'échelle spatiale fonctionnelle de l'espèce pour le processus et dans le paysage considérés peut entraîner une mauvaise interprétation des effets paysagers, voire empêcher d'observer ces effets. Malgré cela, la grande majorité des études sélectionnent *a priori* et le plus souvent arbitrairement (Wheatley & Johnson 2009) l'échelle spatiale d'analyse des processus populationnels, sans pour autant avoir une idée très précise de l'échelle spatiale qui régit réellement ces processus. Les auteurs justifient parfois l'échelle choisie en se basant sur les traits de vie des espèces, théoriquement susceptibles d'expliquer les réponses des espèces aux différentes échelles spatiales (Tschardt *et al.* 2005). Ces traits peuvent être les capacités de dispersion des espèces, la taille des individus, le niveau trophique ou le degré de spécialisation vis-à-vis de l'habitat. Mais même si le lien biologique est réel, l'échelle spatiale fonctionnelle peut malgré tout être mal estimée du fait que les traits des espèces peuvent varier à travers leur aire de distribution et entre espèces d'un même groupe phylogénétique et fonctionnel. Ainsi, les araignées répondent à des échelles très différentes à la présence d'éléments

Encadré C. Processus écologiques liés aux mouvements des individus et affectant la structuration des populations à l'échelle du paysage.

Dunning *et al.* (1992) ont proposé une classification générale des processus écologiques agissant à l'échelle du paysage, en lien avec les mouvements des individus. Ils sont répartis en quatre catégories : complémentation et supplémentation paysagères, relations source/puits et effets de voisinage (Fig. 1.6).

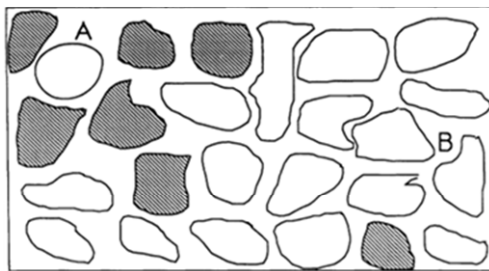


Figure 1.6a Complémentation paysagère. Une espèce a besoin de ressources non substituables trouvées dans deux habitats différents (grisé et blanc). Les régions du paysage où les deux types d'habitats sont proches (zone A) supporteront plus d'individus que les régions où l'un des deux habitats est relativement rare (zone B).

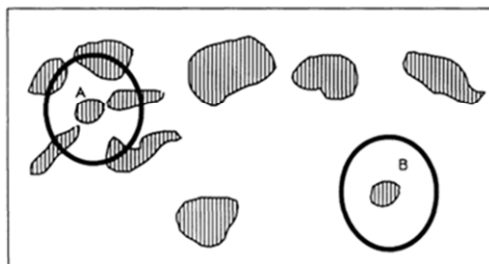


Figure 1.6b Supplémentation paysagère. Une espèce a besoin de ressources trouvées dans les patches d'habitat grisé. Les patches A et B sont trop petits pour supporter les populations à eux seuls. Cependant, le patch A peut supporter une population si les individus peuvent supplémer leurs niveaux de ressource en se déplaçant vers les patches fournissant des mêmes ressources ou similaires, du moment que ces patches se trouvent dans une portion du paysage local accessible (ovale noir).

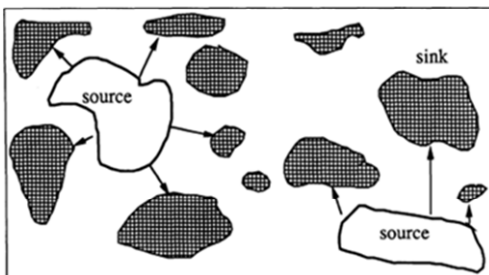


Figure 1.6c Sources et puits. L'espèce occupe deux types d'habitats : un type de patch riche (sources : patches blancs) capable de produire un excès d'individus, et un type de patch pauvre (puits : patches grisés) qui ne produisent pas suffisamment d'individus pour maintenir la population localement. Les populations dans les patches puits sont dépendantes des individus dispersants (flèches) des sources proches.

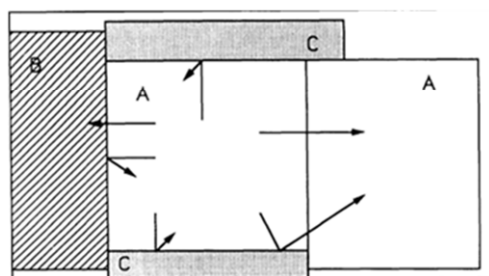


Figure 1.6d Effets de voisinage. Les effets de bordure sont un type d'effet de voisinage. Les individus dispersant (flèches) d'un patch central d'habitat A se déplacent dans les patches voisins si les bordures sont perméables (habitat A) ou semi-perméables (habitat B). Les dispersants sont incapables de coloniser l'habitat C, avec une bordure imperméable.

Figures d'après Dunning *et al.* (1992).

semi-naturels dans le paysage (de 95m à 3km – Schmidt *et al.* 2008). De la même manière, les abeilles solitaires et domestiques exploitent leurs ressources à des échelles très différentes (de 500m à 6km respectivement – Steffan-Dewenter *et al.* 2002). De plus, la structure du paysage modifie le degré de connectivité, et donc peut affecter les distances et taux de dispersion. La résultante est alors une modification de l'échelle spatiale fonctionnelle des espèces dans le paysage considéré.

Il apparaît donc nécessaire de considérer plusieurs échelles spatiales dans les études d'écologie du paysage afin de tester ces corrélations et de déterminer les échelles de réponse. Le même processus écologique peut présenter des caractéristiques différentes selon l'échelle à laquelle il est considéré ; s'il est étudié à une échelle inappropriée, sa vraie dynamique pourrait ne pas être détectée, et une fausse corrélation pourrait être établie, qui ne serait qu'un artefact statistique (Wiens 1989; Wheatley & Johnson 2009). Une dernière raison justifie l'intérêt d'utiliser des études multi-échelles pour comprendre les processus populationnels à des échelles paysagères. Les caractéristiques environnementales peuvent affecter les individus à des stades de vie différents, et l'échelle spatiale dépend du degré de mobilité impliqué dans le processus affecté. Ainsi, des variables affectant la dispersion sont susceptibles d'avoir une influence à une échelle plus grande que des variables affectant la recherche de nourriture ou d'un partenaire sexuel (Martin & Fahrig 2012). Selon le(s) processus que les variables paysagères affectent, plusieurs échelles spatiales différentes peuvent donc être sélectionnées pour chaque variable paysagère et pour une variable donnée si celle-ci affecte plusieurs processus.

Il est compliqué de mobiliser les modèles théoriques de dynamiques de métapopulations dans le cadre des agroécosystèmes car ceux-ci ne semblent pas pouvoir tenir compte de la propre dynamique des habitats dans ces paysages. Il semble en effet que, dans ces environnements très dynamiques, l'extinction locale des sous-populations ne soit pas seulement due à un taux de croissance négatif, mais aussi à une « disparition » de l'habitat : contrairement aux modèles théoriques, dans les paysages agricoles ce ne sont pas seulement les sous-populations qui s'éteignent, mais les habitats. De ce fait, la dispersion et les mouvements inter-patches dans leur ensemble semblent être la clé de la survie des populations et affectent leur structuration spatiale et temporelle. L'échelle à laquelle cette structuration a lieu est ainsi dépendante de « l'efficacité » de la dispersion entre les habitats de la mosaïque agricole. Or de nombreuses inconnues subsistent dans notre compréhension de la manière dont les éléments paysagers affectent les dynamiques des organismes dont les insectes (Hunter 2002).

4. Modèle d'étude : les Coléoptères Carabidae des agroécosystèmes

Les carabiques sont des Coléoptères de la famille des Carabidae. Ils constituent l'une des familles d'arthropodes les plus abondantes et les plus diversifiées de la faune du sol, avec plus de 40 000 espèces décrites dans le monde et près de 1 000 en France (Dajoz 2002). Ce groupe a reçu au cours du XX^{ème} siècle un intérêt important de la part des écologues européens, du fait de leur abondance, de leur esthétique et de leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes, ce qui a permis d'acquérir de nombreuses connaissances de base sur leur biologie, écologie, distribution, etc. Ces connaissances ont été synthétisées dans de nombreux articles et livres (pour une synthèse générale, voir Kotze *et al.* (2011), qui sont revenus sur 40 ans de recherches faites sur les Carabidae, toutes disciplines confondues). L'intérêt pour l'étude des Carabidae dans les milieux agricoles a vraiment pris son essor dans les années 1950. Ces études ont été synthétisées par Thiele (1977), Luff (1987), et plus récemment par Lövei & Sunderland (1996), Kromp (1999) et Holland (2002).

4.1. Ecologie des Carabidae dans les agroécosystèmes

4.1.1. Rythme saisonnier et durée de vie

En milieu tempéré les saisons sont marquées par des conditions climatiques très variables, qui vont imposer des contraintes fortes sur la phénologie et le rythme saisonnier⁵ des espèces. En Europe, la plage d'activité principale se situe entre le début du printemps et le début de l'automne. Cette période d'activité correspond surtout à la période globale de reproduction des espèces. En hiver, et parfois en plein été, les individus de la plupart des espèces se mettent en diapause⁶ et cessent donc d'être actifs. La première classification des cycles de vie a été proposée par Larsson (1939) qui proposa trois grandes catégories d'espèces :

- les « *autumn breeders* », se reproduisant à l'automne et hivernant sous forme larvaire ;
- les « *spring breeders* à activité automnale », hivernant comme adultes, se reproduisant au printemps et dont les adultes de la nouvelle génération sont actifs (mais ne s'accouplent pas) à l'automne avant l'hivernation ;
- les « *spring breeders* sans activité automnale », hibernant comme adultes et se reproduisant au printemps, mais les adultes de la nouvelle génération sont inactifs jusque l'année suivante. Les deux-tiers des espèces considérées dans son étude étaient des « *spring breeders* ».

⁵ Le **rythme saisonnier** correspond à l'alternance de périodes actives et de repos des différents stades de développement au cours de la saison de végétation (année).

⁶ La **diapause** (au sens large) est la phase du rythme saisonnier qui inclut une période de dormance facultative ou obligatoire au cours d'un ou plusieurs stades de vie.

Thiele (1977) proposa une classification assez similaire mais tenant en plus compte de l'absence ou de la présence, obligatoire ou non, d'une diapause hivernale et/ou estivale. Den Boer & den Boer-Daanje (1990) et Lindroth (1992) ont proposé une classification plus simple, séparant les espèces hivernant sous forme larvaire (diapause obligatoire et reprise du développement au printemps) de celles hivernant exclusivement sous forme adulte (la présence de diapause dépendant des espèces). Dans la réalité, ces classifications s'avèrent souvent trop simplistes et trop strictes, car elles ne tiennent pas compte de la variabilité intraspécifique de la période d'oviposition ou de variations du temps de développement de certaines espèces (certaines pouvant se reproduire plus d'une fois par an et survivre plus d'une année) (Matalin 2007). Les espèces possèdent une certaine flexibilité dans leur cycle de vie et la période de l'année à laquelle elles se reproduisent varie notamment en réponse aux perturbations de l'habitat (Fadl & Purvis 1998) ; dans certains cas, les espèces sont capables d'adapter leur activité à la culture, pouvant la décaler dans le temps, particulièrement dans les cultures de printemps, comme il a pu être montré pour *Pterostichus melanarius* et *Anchomenus dorsalis* (Hance *et al.* 1990).

La plupart des Carabidae européens et des zones tempérées possèdent un cycle de vie annuel (univoltin – Thiele 1977), mais parfois il peut durer deux ans mais rarement plus (Matalin 2008). Subissant des perturbations très fréquemment, la plupart des patches d'habitat des agroécosystèmes ne sont pas favorables au développement des espèces longévives (Blake *et al.* 1994; Ribera *et al.* 2001). En conséquence, ces espèces se retrouvent principalement dans les éléments pérennes du paysage et sont fortement affectées par la fragmentation de ces derniers dans le paysage.

4.1.2. Régime alimentaire

Les Carabidae ont une importance fonctionnelle forte dans les agroécosystèmes, en tant que maillons centraux des chaînes trophiques, du fait de leur rôle de prédateurs et de phytophages, ainsi que de ressource alimentaire, pour les oiseaux notamment. Les Carabidae sont typiquement considérés comme polyphages, possédant des régimes alimentaires très variés ; parmi leurs proies on va retrouver une part importante de ravageurs et adventices de cultures, dont des pucerons, limaces, et des espèces de diptères, coléoptères et lépidoptères ravageurs (*e.g.*, Thiele 1977; Luff 1987; Lövei & Sunderland 1996; Kromp 1999; Kamenova 2013). En conséquence, les Carabidae peuvent être une composante majeure de la mise en place de pratiques de gestion intégrée des ravageurs (incluant la lutte biologique par conservation).

L'essentiel des études traitant du régime alimentaire des carabiques se sont intéressées aux adultes. La plupart d'entre eux auraient un régime opportuniste, pouvant varier de manière importante selon les ressources disponibles et les habitats (Allen 1979; Toft & Bilde 2002). Néanmoins, trois grands régimes alimentaires peuvent se dégager : zoophages, phytophages (se nourrissant notamment de

graines) et polyphages (au régime mixte animal/végétal). Les larves quant à elles sont supposées avoir un régime alimentaire moins large, principalement zoophage (Lövei & Sunderland 1996), mais parfois plus ou moins strictement granivore (Jørgensen & Toft 1997a; b; Klimeš & Saska 2010). Chez certaines espèces, les larves sont ectoparasitoïdes, se nourrissant de la nymphe d'autres coléoptères dont des carabiques. Ce comportement a été principalement décrit chez des espèces du genre *Brachinus* (Erwin 1979; Saska & Honek 2004, 2005; Makarov & Bokhovko 2005). Malgré tout, la caractérisation du régime alimentaire des espèces reste encore assez incertaine, notamment du fait qu'il a souvent été évalué en laboratoire, en utilisant une gamme très restreinte de proies (Sunderland 2002; Symondson 2002; Kamenova 2013). Ainsi, les espèces des genres *Harpalus* et *Amara* ont longtemps été considérées comme principalement phytophages (Jørgensen & Toft 1997a; Zhang & Drummond 1998), mais en réalité ne le seraient pas si strictement, surtout pour *Amara* (Kamenova 2013). De plus, le régime alimentaire peut varier au cours de l'année, même au sein d'un stade de développement donné (Honek *et al.* 2006).

La grande complexité des stratégies alimentaires rend l'assemblage de Carabidae très important comme maillon du service de régulation des ravageurs et adventices de cultures (Kromp 1999; Honek *et al.* 2003; Lundgren 2009). Même si la manière dont les individus interagissent avec leurs proies localement reste encore mal connue, le lien entre abondance de carabiques et réduction de la pression en ravageurs a déjà pu être établi dans plusieurs cultures (*e.g.*, Menalled *et al.* 1999; Schmidt *et al.* 2003; Zaller *et al.* 2009). De la même manière, la densité de carabiques granivores est souvent positivement corrélée à la diminution du nombre de graines d'adventices dans les parcelles (*e.g.*, Menalled *et al.* 2007; White *et al.* 2007; Bohan *et al.* 2011; Petit *et al.* 2014).

4.1.3. Capacités de dispersion et préférences d'habitat

L'échelle de perception de l'environnement par les individus dépend principalement de leurs capacités de mouvement : les espèces peu mobiles sont susceptibles de percevoir le paysage à des échelles plus fines que les espèces plus mobiles (Keitt *et al.* 1997). Dans le cas d'environnements instables, la dispersion est un trait clé de la survie des espèces ; en plus des connaissances sur les préférences d'habitat, des connaissances espèce-spécifiques des capacités de dispersion font des carabiques de bons indicateurs de la sévérité de la fragmentation d'habitat (Niemelä 2001). En effet, sur le plan de ces deux traits, trois grands types d'espèces de carabiques peuvent exister dans les agroécosystèmes, mais seuls deux semblent être vraiment avantagés pour pouvoir y survivre sur le long terme :

- **Espèces spécialistes d'habitat et peu mobiles.** Ces espèces sont typiquement celles retrouvées dans les patches forestiers et les prairies permanentes, fortement affectées par la fragmentation de ces derniers, car incapables de se disperser efficacement entre les patches d'habitats

relictuels et souffrant de leur réduction de taille (Forman & Baudry 1984; Niemelä 2001). Elles constituent le cas typique d'espèces pour lesquelles le paysage peut être caractérisé en deux compartiments, opposant le naturel/semi-naturel (haies, bois ou prairies permanentes) au reste de la matrice (cultures annuelles principalement) (Petit & Burel 1998; Niemelä 2001; de la Peña *et al.* 2003; Aviron *et al.* 2005). Du fait que les patches d'habitats ne sont plus assez grands, ces espèces tendent à disparaître des agroécosystèmes, remplacées par des espèces plus petites, mobiles et souvent ubiquistes (Niemelä 2001; de la Peña *et al.* 2003). C'est notamment le cas d'un certain nombre d'espèces du genre *Carabus*, comme *C. glabratus* et *C. violaceus*, présentes uniquement dans les grands patches forestiers (Halme & Niemelä 1993). La survie de ces espèces peut néanmoins être aidée en améliorant la connectivité entre patches pérennes, via la mise en place de corridors, continus (linéaires de haies par exemple) ou discontinus (taillis), mais le résultat dépend fortement des espèces et reste assez limité pour ces espèces (Burel 1989; Burel & Baudry 1994).

- **Espèces spécialistes d'habitat et très mobiles.** Ce groupe d'espèces possède un degré de spécialisation à l'habitat presque aussi important que le groupe précédent. Mais ces espèces possèdent des capacités de dispersion suffisantes pour pallier la taille trop petite des patches d'habitat, qui pourrait empêcher la persistance sur le long terme de la population. Les individus peuvent ainsi recoloniser d'autres patches présents dans le paysage pour survivre. Les populations de ce type d'espèces subissent des extinctions locales et des recolonisations périodiques. Pour ces espèces, la mise en place de corridors est semble-t-il plus efficace du fait de leurs capacités de dispersion plus élevées et leur tendance à être plus aptes à se disperser au travers de patches moins favorables. Ceci est valable pour les espèces associées aux habitats forestiers (*e.g.*, Burel & Baudry 1994) ou aux milieux prairiaux permanents, pouvant utiliser les bords de route et les bandes enherbées pour se disperser (*e.g.*, Vermeulen 1994). Pour Thiele (1977), la spécialisation à un type de culture annuelle ne semble pas exister, cependant, certaines études montrent des associations très fortes entre certaines espèces et un type de culture (*e.g.*, Holland *et al.* 2005), suggérant la nécessité pour ces espèces de se disperser efficacement dans le paysage pour retrouver cet habitat éphémère. Un tel fonctionnement se rapproche de celui observé chez des insectes ravageurs tels que les pucerons, « suivant » la dynamique spatiale et temporelle de leur culture hôte.
- **Espèces généralistes d'habitat et mobiles.** Pour les espèces généralistes et largement répandues dans le paysage, la notion de fragmentation est peu adaptée, car presque toute la matrice constitue un habitat potentiel, du moins temporairement. Mais comme les habitats sont pour la plupart éphémères dans les agroécosystèmes, la capacité à pouvoir coloniser rapidement de nouveaux patches est vitale pour survivre à la rotation des cultures habitées (Niemelä 2001; Wamser *et al.* 2012; Duflot *et al.* 2014). De par ce généralisme, et par leurs

fortes capacités de dispersion, ces espèces sont théoriquement les plus favorisées dans les agroécosystèmes, et dominent généralement les assemblages d'espèces (Duelli & Obrist 2003).

4.2. Dynamique et structuration spatiale des populations

Les assemblages de carabiques des paysages et terres agricoles sont dominés par un nombre très limité d'espèces, caractéristiques de ces milieux (Thiele 1977; Luff 1987, 2002; Kromp 1999). Cependant, les informations les plus basiques sur leur écologie sont assez rares et souvent contradictoires, même pour les espèces les plus communes (Thomas *et al.* 2001). En effet, la plupart des études portant sur les carabiques s'intéressent à la diversité et à l'abondance de l'ensemble de l'assemblage d'espèces. Il est reconnu que la composition spécifique des assemblages de carabiques varie selon de nombreux facteurs physiques, biologiques ou les pratiques agricoles, et que les espèces répondaient différemment dans la gamme de ces facteurs (Thiele 1977; Burel *et al.* 1998; Holland & Luff 2000). Les traits de vie des espèces de carabiques sont très diversifiés, ce qui peut expliquer à la fois le fait qu'on va les retrouver dans tous les types d'habitats constituant la matrice agricole (Thiele 1977; Lövei & Sunderland 1996), mais aussi qu'ils sont sensibles aux variations des conditions environnementales, aux conséquences des pratiques agricoles et à la structure des paysages agricoles (*e.g.*, Ribera *et al.* 2001; Cole *et al.* 2002; Aviron *et al.* 2005; Trichard *et al.* 2013).

4.2.1. Facteurs locaux impliqués dans les dynamiques et la structuration des populations

De très nombreuses études ont mis en avant un effet majeur du type de culture sur la diversité et l'abondance des assemblages de carabiques (*e.g.*, (Ellsbury *et al.* 1998; Honek & Jarosik 2000; Holland *et al.* 2005; O'Rourke *et al.* 2008; Ward *et al.* 2011). En effet, le type de culture est susceptible d'affecter les carabiques au travers de modifications de la provision de ressources, des conditions microclimatiques ainsi que des calendriers des pratiques agricoles (Thiele 1977; Holland 2002). Ainsi, parmi les facteurs décrits comme affectant les populations et assemblages de carabiques, et pouvant varier selon le type de culture, on retrouve :

- **la disponibilité alimentaire.** Selon les cultures, la quantité de proies et de végétaux disponibles peut fortement varier. Comme nous l'avons précédemment évoqué, les carabiques sont relativement généralistes et ne se restreignent pas à une seule ressource alimentaire. En revanche, la quantité globale de ressources est susceptible d'affecter la taille globale des populations et des communautés (Lövei & Sunderland 1996). Il a de plus été montré que les carabiques ne sont pas également répartis dans les parcelles mais que la distribution des individus pouvait être influencée par la distribution des proies (*e.g.*, (Bommarco *et al.* 2007; Haschek *et al.* 2012).

- **la structure physique du sol et le microclimat.** La « qualité » du sol dépend de plusieurs facteurs, qui affectent les carabiques : la profondeur, le type de sol, son pH et son taux d'humidité (*e.g.*, Desender 1982; Holland & Luff 2000; Pfiffner & Luka 2000). L'humidité du sol est l'un des facteurs les plus importants pour la plupart des espèces de carabiques (Holland *et al.* 2007). Le microclimat n'est pas affecté que par le sol, mais également par la végétation, tant cultivée qu'adventice. Selon le type de culture, la structure de la végétation varie fortement, affectant les conditions microclimatiques au sein des parcelles. Les conditions d'humidité, de température, de protection solaire fournies par la couverture végétale, des adventices (Speight & Lawton 1976) ou des cultures (Honek 1988) contrôle ainsi pour partie l'assemblage et l'abondance des carabiques. En effet, le couvert végétal joue un rôle tampon pour maintenir des conditions microclimatiques stables, évitant les chutes ou hausses brusques de température ou d'humidité. Ainsi, les sols nus sont souvent plus chauds et secs au printemps-été, alors que l'hiver, les sols nus ont davantage tendance à geler. Pour cette raison, de nombreuses espèces passent plutôt l'hiver sous le couvert végétal, soit dans les cultures implantées à l'automne ou plus fréquemment dans les habitats semi-naturels (*e.g.*, Holland & Reynolds 2003), pour ensuite recoloniser les parcelles cultivées dès le printemps.
- **la phénologie de la végétation.** La phénologie des plantes cultivées, et donc la période à laquelle elles fournissent des conditions favorables, varie d'une espèce à une autre. Selon qu'elles sont implantées à l'automne ou au printemps, elles vont pouvoir, ou non, fournir des abris hivernaux, ou de la nourriture pendant la période d'activité. Au cours de l'année, la synchronicité entre phénologie des espèces et leurs besoins avec la phénologie des cultures et la disponibilité en ressources n'est pas forcément exacte dans toutes les parcelles. Les cultures de printemps présentent ainsi une abondance et une diversité spécifique en carabiques généralement plus faible que les cultures d'hiver (Hance *et al.* 1990; Booij & Noorlander 1992; Booij 1994; Holland *et al.* 1994). De par leur phénologie, les cultures de printemps semblent néanmoins privilégiées par les espèces hivernant sous forme larvaire (*e.g.*, *Pterostichus melanarius*) alors que les espèces hivernant sous forme adulte (*e.g.*, *Poecilus cupreus* ou *Anchomenus dorsalis*) privilégient les cultures d'hiver (Heydemann 1955; Kirchner 1960; Thiele 1964; Baguette & Hance 1997). La diversité en carabiques est la plus élevée dans les cultures fournissant un couvert végétal le plus tôt (Booij 1994) et où aucune ou peu de pratiques sont exercées à cette période (Baguette & Hance 1997).
- **les pratiques culturales.** Type de culture et pratiques culturales associées sont étroitement liés, et il est assez difficile de distinguer l'effet de ces deux facteurs, notamment lorsque l'on souhaite comparer les différents types de cultures. De nombreux auteurs ont noté des effets négatifs du labour, de l'usage de pesticides ou du mode de gestion des sols et des cultures sur les assemblages d'arthropodes (Bengtsson *et al.* 2005; Attwood *et al.* 2008). Mais les effets

différent selon les espèces étudiées, du fait de leur cycle de vie et de leur sensibilité aux modifications de la structure des sols, du microclimat ou des ressources et abris (Bengtsson *et al.* 2005; Attwood *et al.* 2008). Il est généralement montré que les pratiques culturales affectent les carabiques (Kromp 1999; Holland & Luff 2000), et une abondance et une diversité d'espèces plus importantes sont souvent observées dans les systèmes de culture moins intensifs (Attwood *et al.* 2008). Si on prend l'exemple du labour, la réponse des organismes dépend à la fois de leur distribution verticale dans le sol (plus l'individu est enfoncé dans le sol, moins il est affecté), de leurs capacités de dispersion et leur mobilité, mais également de leur sensibilité à la compaction des sols (Holland & Reynolds 2003; Hatten *et al.* 2007; Shrestha & Parajulee 2010). La vulnérabilité des espèces aux pratiques culturales réalisées à l'automne et au printemps détermine pour partie le lieu où les individus hivernent (Holland & Luff 2000). Pour cette raison, de nombreuses espèces utilisent les bordures de parcelle pour hiverner (bande enherbée, haie) (Thomas *et al.* 2001) ; en hivernant dans les bordures, comme adultes et/ou larves, les individus ont moins de risques d'être affectés par les pratiques. Néanmoins, certaines espèces sont capables de passer l'hiver dans les parcelles cultivées (Holland & Reynolds 2003), généralement sous forme larvaire (*e.g.*, *Nebria brevicollis*, *Pterostichus melanarius* – Sotherton 1984; Noordhuis *et al.* 2001), mais aussi sous forme adulte, parfois en restant actifs l'hiver (*e.g.*, *Trechus quadristriatus*, *Pterostichus melanarius* – (Sotherton 1984; Holland & Luff 2000), et celles-là doivent pouvoir résister aux pratiques. Ces dernières peuvent fortement affecter la survie des individus, particulièrement les derniers stades larvaires et les nymphes (Purvis & Fadl 2002). Ainsi, les pratiques de mise en culture au printemps entraînent souvent la mort des individus (Skuhravy 1958; Fadl *et al.* 1996), à n'importe quel stade, car ils sont tous plus ou moins vulnérables à cette période. Pour échapper aux effets des pratiques automnales, certaines larves sont capables de s'enterrer très profondément pour hiverner, comme chez certains *Harpalus* et *Pterostichus* ayant pu être trouvés à plus de 45 cm de profondeur (Briggs 1965; Luff 1980). L'effet sur les adultes reste quant à lui variable (Purvis & Fadl 2002). Le travail du sol contraint ainsi la gamme des cycles de vie et phénologies possibles pour survivre l'hiver dans les terres arables.

L'ajout de fertilisants ou l'application de traitements pesticides affectent la composition physico-chimique des sols et modifient le couvert végétal, en éliminant les adventices et les ravageurs et en accroissant la pousse des plantes cultivées. En modifiant le couvert végétal et en cherchant à tuer les invertébrés ravageurs, c'est toute la chaîne trophique qui est affectée. D'une part parce qu'il y a une raréfaction de la ressource alimentaire, mais aussi parce que les produits insecticides n'attaquent pas que les espèces initialement visées, mais potentiellement toute la faune du sol et épigée (*e.g.*, Cortet *et al.* 2002a; Cole *et al.* 2005; Bommarco *et al.* 2011). Les systèmes de cultures plus extensifs, incluant l'agriculture biologique, sont souvent

supposés accroître la richesse spécifique et l'abondance des organismes, notamment du fait de l'utilisation de fertilisants organiques, de l'absence de pesticides chimiques. Dans certaines études, l'agriculture biologique a ainsi permis d'augmenter la richesse spécifique de carabiques (Kromp 1989; Weibull & Östman 2003; Bengtsson *et al.* 2005). Cependant, les effets de l'agriculture biologique semblent être parfois contraires à cet attendu (Younie & Armstrong 1995; Weibull *et al.* 2000; Kleijn *et al.* 2001). D'une part parce que l'effet des pesticides reste très variable selon les espèces (Everts *et al.* 1989; Al Hussein *et al.* 1991; Heimbach & Baloch 1994), mais également parce que la réduction des intrants chimiques est souvent compensée par un travail du sol plus important. Connaître l'effet relatif d'une pratique par rapport à une autre sur les organismes reste difficile (McLaughlin & Mineau 1995).

4.2.2. *Facteurs paysagers impliqués dans les dynamiques et la structuration des populations*

Au-delà de l'échelle locale, il a déjà été montré que les carabiques pouvaient être affectés par la structure du paysage, indépendamment des pratiques culturales. Il a principalement été souligné le rôle positif des surfaces non cultivées (Purtauf *et al.* 2005b; Werling & Gratton 2008; Maisonhaute *et al.* 2010) et de l'hétérogénéité paysagère (Weibull *et al.* 2003; Weibull & Östman 2003; Maisonhaute *et al.* 2010) sur les assemblages de carabiques, augmentant notamment la richesse et l'abondance globale. L'effet positif des éléments semi-naturels sur les assemblages de carabiques peut être dû à leur rôle de refuges et d'habitats pour de nombreuses espèces. Le linéaire de haies peut avoir un rôle de refuge pour certaines espèces (Thomas *et al.* 2001), mais il semble également forcer la structuration spatiale ; selon les préférences d'habitat des espèces, les haies peuvent jouer un rôle de barrière à la dispersion, divisant des populations potentiellement continues en populations locales à l'échelle de la parcelle, ou au contraire servir de corridor de dispersion en favorisant les échanges entre populations locales. Malgré le fort effet du type de culture observé à l'échelle de la parcelle sur les assemblages de carabiques, peu d'études ont cherché à mettre en évidence un effet paysager de la diversité fonctionnelle des cultures sur les populations et les communautés (Maisonhaute *et al.* 2010; Vasseur *et al.* 2013).

Les études d'écologie du paysage portant sur les carabiques ne font pas exception à la définition à priori des échelles spatiales d'études, du fait de la difficulté à déterminer des échelles fonctionnellement pertinentes (Maisonhaute *et al.* 2010). De plus, la plupart des études s'intéressent à des effets paysagers locaux, inférieurs à 500 m (Weibull *et al.* 2003; Dauber *et al.* 2005; Aviron *et al.* 2005; Maisonhaute *et al.* 2010), ne permettant pas de savoir jusqu'à quelle distance le paysage peut influencer les carabiques dans les agroécosystèmes. Le fait que de nombreuses études trouvent que les effets locaux (*i.e.*, type d'habitat) sont plus forts que les effets paysagers peut être dû à ce problème.

En effet, certaines études faites sur de très grandes échelles, à savoir sur des sites très distants géographiquement, montrent que les processus régionaux ont une influence majeure sur la composition locale des communautés (Schweiger *et al.* 2005) ; ils englobent à la fois les processus paysagers et locaux, de par leur influence sur le climat, la modification des traits de vie des espèces, les pratiques et les cultures implantées, etc. Ainsi, les effets paysagers sur les organismes observés sont susceptibles d'être différents selon la région d'étude. Le niveau trophique, et le degré de spécialisation sur les proies, peuvent affecter la sensibilité des espèces à la qualité de l'habitat et aux perturbations, mais également l'échelle spatiale à laquelle ces variables vont les affecter (Purtauf *et al.* 2005a; Gobbi & Fontaneto 2008). Les espèces de niveau trophique supérieur sont supposées être affectées par leur environnement à une échelle spatiale supérieure que les espèces de niveau trophique plus bas (Holt *et al.* 1999; Ritchie & Olff 1999; Tscharnkte *et al.* 2005; Purtauf *et al.* 2005a). Chez les carabiques, ce sont les espèces phytophages qui seraient le plus négativement touchées par les pratiques culturales, qui affectent directement la quantité de ressources alimentaires (Purtauf *et al.* 2004), alors que les carnivores sont les plus affectés par la simplification des paysages agricoles (Purtauf *et al.* 2005a). Localement, les espèces phytophages sont surtout affectées par la disponibilité en graines (surtout d'adventices – Thiele 1977), tandis que les carnivores dépendent du nombre d'insectes vivants sur ces adventices (Marshall *et al.* 2003; Warner *et al.* 2008). En revanche, il est souvent observé que la diversité spécifique de carnivores et de phytophages tend à diminuer dans les agroécosystèmes intensif mais pas forcément l'abondance totale, ce qui signifierait que les quelques espèces restantes sont très résistantes à la plupart des pratiques et permettraient de compenser en densité la perte locale des autres espèces (Ruesink & Srivastava 2001). Entre les deux, les espèces omnivores sont généralement les moins affectées par les conditions environnementales (*e.g.*, Purtauf *et al.* 2005a), confirmant leur capacité opportuniste et plastique à se nourrir de différentes ressources (Jørgensen & Toft 1997a; Holt *et al.* 1999), et donc leur dominance dans les assemblages d'espèces (Kotze *et al.* 2003).

Les coléoptères carabiques présentent une grande diversité de traits morphologiques, comportementaux ou écologiques qui leur permet d'occuper tous les habitats de la mosaïque agricole. Les assemblages des terres arables sont le plus souvent dominés par un nombre restreint d'espèces susceptibles de rendre d'importants services écosystémiques, de régulation notamment.

Du fait de la prépondérance des études portant sur les communautés de carabiques, le fonctionnement et les dynamiques des populations de carabiques restent largement inconnus. En effet, peu de certitudes sont établies sur la manière dont les paramètres locaux et paysagers influencent la dynamique spatiale de distribution des populations au cours de l'année. Or, comprendre comment les organismes font face à l'instabilité spatiotemporelle des agroécosystèmes est majeur pour maintenir et améliorer les services de régulation des ravageurs.

5. Objectifs de la thèse et démarche générale

Les objectifs de réduction d'apports d'intrants à court et moyen termes obligent à trouver des solutions alternatives afin de maintenir la production agricole (Hails 2002; Foley *et al.* 2005; Werling *et al.* 2014). De ce fait, la valorisation des services écosystémiques de régulation des ravageurs et adventices rendus par la biodiversité, et les insectes en particulier, est devenu un élément majeur des politiques de gestion mises en place dans ces milieux, notamment dans l'Union Européenne (Council of the European Union 2007) (cf. §1).

Pour maximiser ces services de régulation nous avons besoin d'une connaissance importante des dynamiques des populations dans des paysages eux-mêmes dynamiques. Cette connaissance passe par une compréhension des facteurs locaux et paysagers agissant sur les individus et populations. Les effets de l'influence du type d'habitat, des pratiques ou de la structure du paysage sur la distribution et l'abondance des espèces et leurs dynamiques de population dans les paysages agricoles, en particulier pour les invertébrés du sol tels que les carabiques sont assez peu connus (Holland & Luff 2000) (cf. §2-4).

Pour répondre aux problématiques actuelles d'optimisation des fonctions écosystémiques rendues par la biodiversité, il est nécessaire de comprendre quelles sont les relations entre l'usage des sols et les patrons de biodiversités, les patrons populationnels et les processus sous-jacents. C'est dans ce cadre que s'insère ce travail de thèse, qui vise à mieux comprendre le fonctionnement des populations de coléoptères carabiques dominant les terres cultivées face à l'hétérogénéité spatiale et temporelle des agroécosystèmes.

Les coléoptères carabiques sont d'une importance numérique et écologique capitale dans les agroécosystèmes, comme auxiliaires de culture dans la lutte contre les ravageurs et les adventices. De plus, les assemblages d'espèces sont dominés par un faible nombre d'espèces, capables d'exploiter efficacement l'hétérogénéité spatiale et temporelle de la matrice paysagère (cf. §4). S'intéresser au fonctionnement de ces espèces dans les agroécosystèmes a un double intérêt. D'un point de vue fondamental, celui de comprendre les dynamiques de populations dans des paysages hétérogènes et instables. D'un point de vue plus appliqué, déterminer la manière et l'échelle à laquelle nous pouvons améliorer la « qualité » des paysages agricoles pour maximiser les services rendus par ces espèces.

Dans ce travail de thèse nous avons cherché à déterminer (i) les facteurs structurants des populations des carabiques dominants dans les paysages agricoles et (ii) leur(s) échelle(s) spatiale(s) et temporelle(s) d'influence, afin d'inférer des processus individuels et populationnels impliqués dans le maintien des espèces, en réponse à l'hétérogénéité spatiotemporelle des agroécosystèmes.

La démarche générale adoptée dans ce travail est synthétisée dans la Fig. 1.7 et précisée dans les paragraphes suivants. Afin d'étudier les facteurs déterminant la dynamique spatiale et la structuration des populations de carabiques, nous avons considéré les différents stades clés du développement des carabiques (développement larvaire, hibernation et période de reproduction). Les principales originalités de ce travail sont (1) d'avoir caractérisé les agroécosystèmes à différentes échelles, tant (i) spatiales : le patch d'habitat, le paysage, la région ; que (ii) temporelles, en considérant à la fois l'environnement présent et celui de l'année précédente ; (2) d'avoir étudié plusieurs stades de développement des espèces.

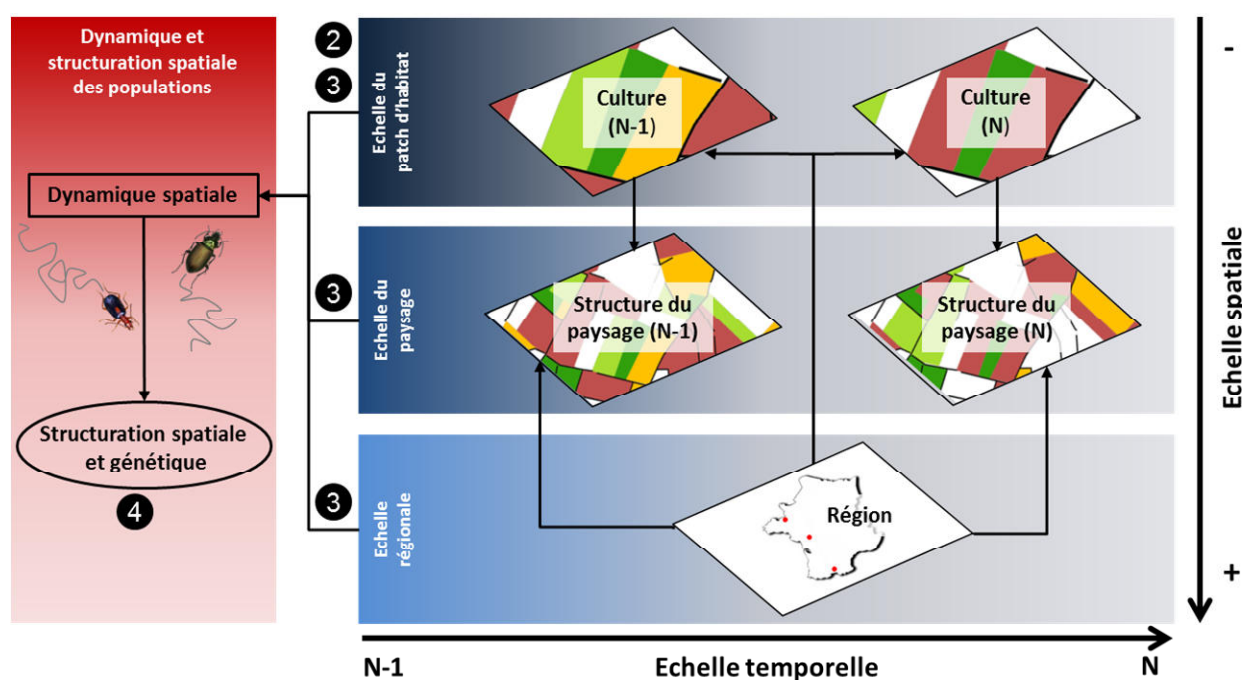


Figure 1.7 Une perspective spatiotemporelle multi-échelle de la dynamique et de la structuration des populations de carabiques dans les agroécosystèmes.

Dans ce travail de thèse nous avons choisi d'utiliser plusieurs méthodes indirectes d'étude des dynamiques de populations des carabiques dominants. Ces méthodes indirectes ne permettent pas d'établir directement les paramètres démographiques mais donnent une vision globale des dynamiques de population. Notre réflexion s'est construite autour de deux principales hypothèses de travail :

- L'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles structure la distribution et l'abondance des populations de carabiques dominant les terres arables.
- L'instabilité environnementale, notamment liée aux rotations culturales, est une source majeure de dispersion et de mouvements des individus dans le paysage, et gouverne les dynamiques d'abondance et de distribution des populations.

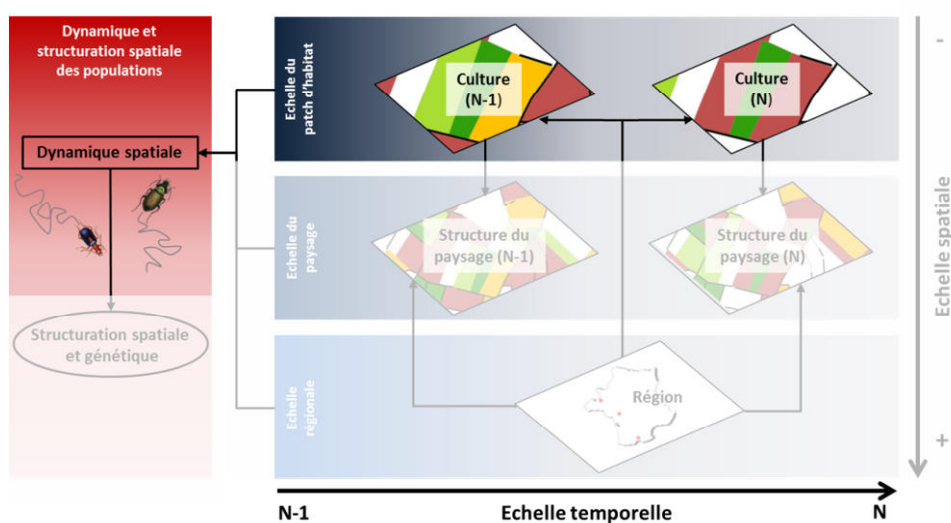
Dans un premier temps (**Chapitre 2**) nous avons étudié à l'échelle du patch d'habitat (*i.e.* parcelles et bandes enherbées) les dynamiques annuelles d'abondance d'espèces de carabiques dominant les terres arables. Pour cela nous avons cherché à mettre en évidence l'influence du type d'habitat sur les populations mais également l'influence de paramètres « cachés » et généralement peu étudiés comme l'assolement de l'année précédente et les systèmes de cultures. Cela nous a entre autres permis d'inférer l'importance probable des échanges entre patches aux régimes de perturbations différents et entre habitats implantés plus ou moins précocement dans l'année. Cette analyse a été menée dans le département des Deux-Sèvres.

Dans le **Chapitre 3** nous avons cherché à quantifier les rôles respectifs du type d'habitat et du contexte paysager sur l'abondance des carabiques dans les parcelles. En travaillant dans plusieurs contextes régionaux contrastés dans leur degré d'intensification (en Ile-et-Vilaine, Deux-Sèvres et Haute-Garonne), nous avons tout d'abord voulu (i) déterminer la manière et l'échelle spatiale auxquelles les espèces répondent à la composition paysagère et (ii) montrer l'importance du contexte régional dans la détermination d'effets locaux et paysagers sur les populations, en cherchant à établir les facteurs de différences et, à l'inverse, des patrons génériques.

Dans le **Chapitre 4** nous avons cherché à confirmer l'importance de la dispersion dans le maintien des carabiques dominants. Pour cela nous avons étudié le degré de structuration spatiale et génétique des populations à l'échelle du paysage dans une région agricole située dans le département des Deux-Sèvres.

Influence des paramètres locaux sur la dynamique d'abondance des carabiques dominant les terres arables

2



Le but de ce chapitre est d'identifier les paramètres locaux pouvant affecter la dynamique de distribution et d'abondance des espèces de carabiques dominant les terres arables. Dans un premier temps nous avons déterminé l'influence du type de culture et de la succession culturale sur l'abondance des espèces à différentes périodes clés de leur cycle de vie. D'une part, nous avons étudié la distribution des individus pendant l'hivernation puis la dynamique de leur activité-densité entre les habitats pendant la période de reproduction printanière (§1). D'autre part, nous avons étudié la dynamique d'activité-densité des espèces à la sortie du développement larvaire, à une période charnière dans les agroécosystèmes, la mise en culture des cultures d'hiver (§2). Dans un second temps, nous avons étudié plus en détail l'influence de l'hétérogénéité « cachée » induite par le système de culture et les conduites culturales associées (catégorisées selon le type de Mesure Agro-Environnementale (MAE) implanté *vs.* conventionnel) (§3). Type de culture et systèmes de culture constituent en effet la majeure partie de l'hétérogénéité pouvant exister entre les patches d'habitat.

Pour répondre à ces questions, nous avons étudié les dynamiques de populations des deux espèces dominant numériquement notre zone d'étude (ZA « Plaine et Val de Sèvre »), *Poecilus cupreus* et *Brachinus sclopeta*. Pour cela, nous avons mené deux types d'échantillonnage. L'un, le piégeage par pots-pièges (type barber), a permis d'étudier la dynamique printanière et automnale des espèces au sein de chaque culture et succession échantillonnée. L'autre, utilisant des tentes à émergences, nous a permis d'étudier les différences de densités de carabiques après l'hivernation entre les patches d'habitat. Nous avons choisi de structurer l'analyse de nos données de la même manière pour toutes les questions de ce chapitre, par l'utilisation de modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM).

La première partie de ce chapitre fait l'objet d'un article accepté pour publication en 2014 (actuellement sous presse) dans le journal *Agriculture, Ecosystems and Environment* et intitulé : « **Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape** ».

1. Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape

Ronan Marrec^{a,b}, Isabelle Badenhausser^{a,b,c}, Vincent Bretagnolle^{a,b}, Luca Börger^{a,b,d,e}, Marilyn Roncoroni^{a,b,c}, Nadine Guillon^{a,b}, Bertrand Gauffre^{a,b,c}

^a CEBC, UMR 7372 CNRS – Université de La Rochelle, F-79360 Villiers en Bois, France,

^b LTER « ZA Plaine & Val de Sèvre », CNRS-CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

^c INRA, USC 1339 CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

^d IGEPP, UMR 1349 INRA – Agrocampus Ouest, F-35653 Le Rheu, France

^e Department of Biosciences, College of Science, Swansea Univ., Singleton Park, Swansea SA2 8PP, UK

Article information

**PUBLISHED IN AGRICULTURE,
ECOSYSTEMS AND
ENVIRONMENT (2015)**

199: 282-289

DOI: 10.1016/j.agee.2014.10.005

Accepted: October 1, 2014

This study investigated how crop type and crop succession influence the distribution and the dynamics of abundance of two dominant carabid beetle species (*Poecilus cupreus* and *Brachinus sclopeta*) at two critical stages of their life cycle: the spring reproductive and overwintering periods. The study was conducted over 9 years in an agricultural landscape of western France using both pitfall and emergence traps located within and in the margins of fields of the five dominant crops in the study area. The two carabid species used crop and non-crop habitat types differently during the reproductive period and while overwintering, suggesting two different strategies of habitat use. Both species used within-field areas during the spring reproductive period. However, *B. sclopeta* was only active in oilseed rape while *P. cupreus* was also active in the other crops. Overall, data suggested a beneficial role of oilseed rape for both species. *B. sclopeta* emergence from overwintering occurred predominantly in the margins of fields cropped with oilseed rape the previous year. *P. cupreus* used both margins and within field areas as overwintering habitats. Results suggest that inter-field movements and active selection rather than differences in survival rates may explain distribution and abundance dynamics of these two carabid species in agricultural landscapes.

Annexe A – R. Marrec, I. Badenhausser, V. Bretagnolle, L. Börger, M. Roncoroni, N. Guillon, B. Gauffre (2015) Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **199**: 282-289. DOI: 10.1016/j.agee.2014.10.005

1.1. Introduction

Carabid beetles play an important role in agriculture as natural enemies of pests or as elements of trophic chains sustaining biodiversity (Thiele 1977). Carabid communities in crops are usually numerically dominated by a few species, which may drive ecosystem functioning (Holland & Luff 2000; Luff 2002). However, information on the basic ecology of individual species is relatively scant and contradictory for even the most common species (Thomas *et al.* 2001). Indeed, most studies on carabid beetles investigated the diversity and abundance of the whole community. Detailed understanding of species distribution among habitats at the different life stages can provide insights into their ecological requirements, possibly allowing to better adapt crop protection strategies and/or help design ecological strategies of management through environmental engineering (Landis *et al.* 2000; Vasseur *et al.* 2013; Raymond *et al.* 2014).

Agricultural landscapes consist of a mosaic of habitat patches whose suitability may be good, moderate or hostile to a given species (Fahrig *et al.* 2011). This functional representation of patch suitability includes the heterogeneity of the cultivated mosaic which results from the diversity of crops (Vasseur *et al.* 2013). Crops provide different environmental conditions and food availability which are two of the most important factors influencing carabid beetle distribution (Luff 1987; Holland 2002; Thomas *et al.* 2002). In addition, crops also differ in the intensity and timing of management practices, such as soil tillage and harvesting, which are determined by crop successions (Joannon *et al.* 2008). Agricultural practices have been shown to influence carabid beetle abundance either directly, through mortality and emigration, or indirectly, by affecting local microhabitat conditions (Kromp 1999; Cole *et al.* 2002; Thorbek & Bilde 2004; Hatten *et al.* 2007). Accordingly, studies which investigated the effect of crop management practices on the species composition of carabid communities concluded that the crop type was one of the most influential factors (Booij & Noorlander 1992; Weibull & Östman 2003; Eyre *et al.* 2013). In addition, many species use non-crop habitats at critical moments of their annual life cycle. Adults of spring-summer breeding species often overwinter in boundary structures or grassland habitats and re-colonize crop fields in spring (Lee & Landis 2002; Geiger *et al.* 2009). Hence, over their lifetime, individuals can use different habitat types including both crop and non-crop habitats (Bommarco 1998a) and the dynamics of cropped habitats within the landscape may induce distribution shifts among habitat patches (Thomas *et al.* 2002; Holland *et al.* 2005). While many studies have addressed the role of non-crop habitats as alternative and overwintering habitats (*e.g.*, Lys & Nentwig 1992; Pfiffner & Luka 2000; Hof & Bright 2010), few have taken into account the influence of the crop type they were bordering (*e.g.*, Eyre & Leifert 2011; Eyre *et al.* 2013) nor the role of annual crops as transient habitats (Vandermeer *et al.* 2010; Vasseur *et al.* 2013) to explain species' spatial dynamics.

The aim of the present study was to investigate how spring-breeding carabids use different habitats in the farmland landscape mosaic to complete their annual life cycle. Focusing on two numerically dominant carabid species of agroecosystems in western France (Jeannel 1942), *Poecilus cupreus* (L.) and *Brachinus sclopeta* (Fabricius), two crucial life stages were considered, *i.e.*, overwintering and spring reproductive periods. *P. cupreus* is a typical polyphagous predator in arable lands (*e.g.*, Langmaack *et al.* 2001) associated with many crops (*e.g.*, winter cereals: Heydemann 1955; Luik *et al.* 2005); clover: (Luik *et al.* 2005); oilseed rape: (Hossfeld 1963; Schlein & Büchs 2004; Veromann *et al.* 2005); pea: Holland *et al.* 2005). *Brachinus sclopeta* is a bombardier beetle, a genus described as ectoparasitoid of other insects (Erwin 1979). *B. sclopeta* is characterized as an open habitat species (Zetto Brandmayr *et al.* 2006) but its ecology is largely unknown. Both species overwinter as adults and reproduce in spring (Matalin 2007; Pilon *et al.* 2013). *P. cupreus* overwinters in the soil of crop and non-crop habitats (Wallin 1985; Holland & Reynolds 2003), while *B. sclopeta* was reported to overwinter over ground, forming aggregates under heavy stones in open lands with sparse vegetation (Bonacci *et al.* 2004). They are macropterous, with well-developed wing muscles (Bommarco 1998b; Hendrickx *et al.* 2009; Pilon *et al.* 2013), although *P. cupreus* is more likely to disperse by walking (Wallin 1985). We assessed the distribution and abundance of the different stages of the species within cropped fields and their immediate environment (field margins) according to (i) the current crop type and (ii) the crop type in the previous year. It was hypothesized that carabid abundance in a crop type in a given year will impact the distribution and abundance of species in the crop type of the following year along the crop succession (Holland & Reynolds 2003). Crop rotation and associated agricultural practices, however, may induce rapid distribution shifts and thus are expected to mitigate the influence of previous crop type. As carabid beetle abundance fluctuates widely from year to year and can vary within and between fields (Thomas *et al.* 2001; Holland *et al.* 2004, 2005), any reliable knowledge of crop influence should be based on long-term observations carried out simultaneously in many fields of each crop. In the present study, data from surveys carried out over 9 years in 734 fields located in a 430 km² study area (including about 500 farms) were analyzed.

1.2. Materials and methods

The study was conducted in the LTER Zone-Atelier “Plaine et Val de Sèvre” covering an area of 430 km² in western France (46.23° N, 0.41° W) and dedicated to cereal crop production. Since 1995, land use has been recorded annually for each field and mapped with a geographical information system (ArcGis 9.2 - ESRI Redlands, CA, USA). Perennial crops represented $11.9\% \pm 0.3$ of the total area of the study site (mean value \pm SE from 2005 to 2013) including grasslands ($8.5\% \pm 0.4$) and alfalfa ($3.4\% \pm 0.3$). From 2005 to 2013, annual crops were dominated by winter cereals ($36.9\% \pm 0.4$ of the total area), sunflower ($10.8\% \pm 0.5$) and oilseed rape ($10.1\% \pm 0.7$). Other main land uses were

urban areas ($9.3\% \pm 0.3$) and woodland ($2.9\% \pm 0.1$), with other crop types accounting for $18.2\% \pm 3.4$ of the land use.

1.2.1. Experimental design and sampling technique

First, in order to assess spring activity-density (AD) according to habitat and crop type, carabid beetles were sampled using pitfall traps, the standard method to estimate AD during their activity period (Thiele 1977). The five dominant crops (alfalfa, grassland, oilseed rape, sunflower and winter cereal), accounting for almost 80% of the arable land use, were sampled from 2005 to 2013 (Table 2.1). In our sample of fields, oilseed rape and sunflower were always preceded by winter cereals (WC/OSR and WC/Sun, respectively), and winter cereal by oilseed rape (OSR/WC), sunflower (Sun/WC) or winter cereal (WC/WC) (Fig. 2.1). These 2-year crop successions were dominant over the study site (Lazrak *et al.* 2010). Grassland and alfalfa were classified according to their age deduced from the GIS database (from 1 to +4 years of age). The number of fields sampled in each year and for each succession ranged from 1 to 61 (Table 2.1). The sampling design varied slightly from year to year, as detailed below. The number of pitfall traps per field ranged from 3 to 4 according to the year. From 2005 to 2013, three pitfall traps were placed between 10 and 30 m from the field margin and at 10 m from each other. From 2009 to 2013, one additional trap was placed in the grassy field margin. Traps were filled with a 50% preservative solution of ethylene glycol (2005-2010), monopropylene glycol (2009-2010) or ethanol (2011-2013). Change in preservative solution was reported to affect catch probability (Luff 1975; Schmidt *et al.* 2006). Here, the different preservative solutions used impacted AD but the differences among crops were robust for this bias (data not shown). The number of sampling sessions depended on the year and sampling occurred from late April to mid-July (Table 2.1). Pitfall traps were left in place for five (2005-2010) or four (2011-2013) trapping-effective days and, for a given year, were set up at the same location for all sessions.

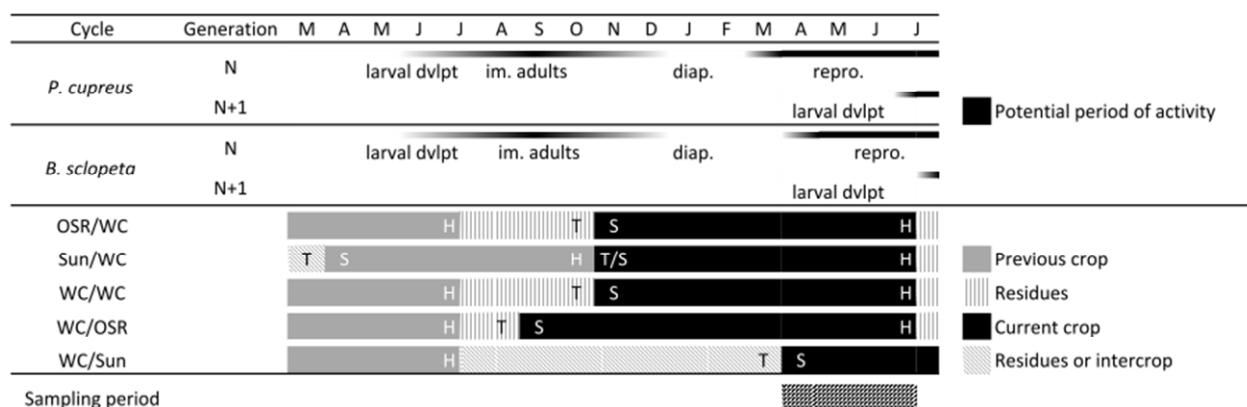


Figure 2.1 Timeline summarizing the life cycle of *P. cupreus* and *B. sclopeta*, and the phenology of the two-year crop successions investigated. For carabid species: im. adults: immature adults; diap.: winter diapause; repro.: reproductive period; larval dvlpt: larval development period. For crop successions: T: tillage; S: sowing; H: harvesting.

Second, to determine overwintering location of carabid beetles, emergence traps were set up within fields (one in 2012, two in 2013) and in field margins (one trap) to collect post-overwintering emerging adults. Emergence traps were set up at the end of March (81 in 2012 and 102 in 2013; see Table 2.1) in alfalfa, winter cereal (OSR/WC, Sun/WC, WC/WC), and oilseed rape (WC/OSR) (Table 2.1) to investigate the influence of habitat type. The emergence trap method consisted of hermetically sealing a soil area to collect all emerging insects, while preventing both emigration and immigration. Insects were caught in one collection bottle and one pitfall trap per emergence trap, both filled with a 70% preservative solution of ethanol. This sampling method has been shown to be efficient to estimate absolute density of ground-dwelling arthropods (Sunderland *et al.* 1995). The area of each trap was 0.36 m² (Soil Emergence trap 96x26 mesh, Black, MegaView Science Co., Ltd, Taichung, Taiwan). Traps were emptied every fortnight from early April to mid-July (Table 2.1), covering most of the adult emergence period. Carabid beetles were stored in the lab in a 96° ethanol solution and identified at the species level.

1.2.2. Statistical analyzes

Habitat and crop succession influence on carabid AD was analyzed using generalized linear mixed effect models (GLMM) with Poisson distribution and a log-link function, using the package lme4 (Bates and Maechler, 2013) in R 3.0.2 (R Development Core Team 2013). AD of *P. cupreus* and *B. sclopeta* were modelled separately as the response variable using the number of individuals caught in a pitfall trap. Six models were fitted to test our hypotheses (Models 1-6 – Table 2.2). Three random intercepts were included in all models to account for the sampling design: the field identity (N = 660, 572, 672, 299, 290 and 296 levels respectively for models 1-6), a single factor combining the sampling year and preservative solution used (as it could influence catch probability, see Luff 1975; Schmidt *et al.* 2006) (Model 1: N = 7 levels, Model 2 and 5: N = 5; Model 3, 4 and 6: N = 11), and an observation level factor (to account for overdispersion). Furthermore, to account for changes in the consistency of the pattern across years, a random slope for the seasonal variation was included in all models. Seasonal variation was considered as the Julian date (JD) as a quadratic covariate, using a two-degree scaled polynomial (scaled with mean = 0) (date = JD+JD²). Finally, to account for differences in the number of trapping days between years, sampling effort was included as an offset on a log scale in all models. In all models, the date was included as a quadratic covariate. Two-way interactions were systematically added between the date and all other fixed effects in all models.

Table 2.1 Description of the dataset.

	Year	Nb traps	Trap location	Sampling dates	NSes	Number of sampled fields per crop						
						Alfalfa	Grassland	WC/OSR	WC/Sun	OSR/WC	Sun/WC	WC/WC
Pitfall traps	2005	3	F	13 th May-8 th July	5	4	1	2	3	1	1	0
	2006	3	F	29 th April-28 th June	3	5	4	3	1	2	0	0
	2007	3	F	31 st May-27 th June	2	6	3	4	1	2	1	0
	2008	3	F	2 nd June-30 th June	2	5	5	4	2	1	1	0
	2009	3/4	F/M	27 th April-18 th July	1/3	61	56	5	6	37	35	61
	2010	3/4	F/M	7 th June-10 th July	1/2	67	44	5	2	25	34	49
	2011	4	F/M	2 nd May-1 st July	3/4	15	5	10	13	3	6	4
	2012	4	F/M	27 th April-6 th July	4/6	14	5	14	9	5	17	11
	2013	4	F/M	7 th May-6 th July	3	11	0	10	3	10	10	10
Total number of traps (margin/field)						197/804	117/457	91/316	51/247	102/307	173/434	171/491
Emergence traps	2012	2	F/M	10 th April-16 th July	6	4	-	8	-	5	14	10
	2013	3	F/M	5 th April-5 th July	6	10	-	7	-	10	10	9
	Total number of traps (margin/field)						11/20		13/16		13/21	23/29

Year: trapping year; Nb traps: number of traps per field; Trap location: trap location within the field (F) or in field margin (M); Sampling dates; NSes: number of trapping sessions per trap; Number of sampled fields per crop: perennial crops (Alfalfa, Grassland) and annual crops named according to the previous crop (see section 2.2.1) (WC: winter cereal; Sun: sunflower, OSR: oilseed rape).

The effect of pitfall trap location (TL) (within field vs. grassy field margin) on the spring dynamics of *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD was first tested using the whole dataset (Model 1). In a second step, crop type effect on the dynamics of *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD was tested, (i) in field margins (Model 2), and (ii) within fields (Model 3) of all crops pooled. Finally, the effect of crop succession was modelled separately for perennial and annual crops. In Model 4 the age effect of perennial crops was tested within field and included as an interacting covariate with crop and date effects. Models 5 and 6 tested for the influence of the previous crop (oilseed rape, sunflower or winter cereal) on the dynamics of carabid AD in field margins and within fields of winter cereal, respectively. The effect of the previous crop was only tested in winter cereal because the other annual crops were always preceded by winter cereal in the dataset (see 1.2.1).

A backward stepwise selection procedure was used for all models: the full model was simplified step-by-step by removing the least non-significant interaction terms and explanatory variables, using Maximum Likelihood Ratio tests (Type II Wald chi square tests) in the R package car (function Anova; Fox & Weisberg 2011). P was set to 0.10 for variable selection (in order to include marginally significant variables in the selected models) and to 0.05 for variable significance (Table 2.2).

To investigate the influence of habitat and crop succession on carabid emergences, GLMM models with a Poisson distribution and log-link function were also used. Emergences from early April to the beginning of June were pooled (*i.e.*, sessions 1-4), thus excluding data collected thereafter because many traps were destroyed in June 2013 by violent thunderstorms. In the undamaged emergence traps, these 4 first sessions included 88.9% and 83.3% of the total *P. cupreus* and *B. sclopeta* individuals respectively. Data considered were the number of individuals caught in an emergence trap for each species separately. For each species, two models were fitted to test our hypotheses (Table 2.2). The field identity and observation level factor were included as random effects in all models. The sampling year was included as a fixed additive factor in all models. Crop type (alfalfa, oilseed rape and winter cereal) and trap location (TL) (two-way interaction included) were first tested (Model 7). Secondly, Model 8 tested for the influence of the previous crop (oilseed rape, sunflower or winter cereal) and TL (two-way interaction included) on emergences in winter cereal fields. As for pitfall trap data, the effect of the previous crop was only tested in winter cereal because the other annual crops were always preceded by winter cereal in the dataset (see 1.2.1). The same methodology as for pitfall trap data was used for variable selection and for parameter significance (Table 2.2).

Table 2.2 GLMM statistical models (full and selected models) used to study *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD (from pitfall traps; Models 1 to 6) and emergence density (from emergence traps; Models 7 and 8). Only fixed effects are shown.

Model	TL	Crops	Sampling years	Species	Full model	Selected model
1	F/M	WC, OSR, Sun, Alf, Grass	2009-2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	TL*(JD + JD ²)	TL*(JD + JD ²)
2	M	WC, OSR, Sun, Alf, Grass	2009-2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	Crop*(JD + JD ²)	Crop + JD Crop*(JD + JD ²)
3	F	WC, OSR, Sun, Alf, Grass	2005-2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	Crop*(JD + JD ²)	Crop*(JD + JD ²)
4	F	Alf, Grass	2005-2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	Crop*Age*(JD + JD ²)	(Crop + Age)*(JD + JD ²) Crop*Age*(JD + JD ²)
5	M	WC	2009-2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	Previous crop*(JD + JD ²)	Previous crop*(JD + JD ²) Null
6	F	WC	2005-2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	Previous crop*(JD + JD ²)	Previous crop*(JD + JD ²) Null
7	F/M	WC, OSR, Alf	2012-2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	Crop*TL + Year	Crop*TL + Year
8	F/M	WC	2012-2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	Previous crop*TL + Year	Previous crop*TL

TL: trap location (within the field (F) or in field margin (M)); Crops: sampled crop used in given model (WC: winter cereal; OSR: oilseed rape; Sun: sunflower; Alf: alfalfa; Grass: grassland). In model formulae: Crop: sampled crop; Previous crop; TL: trap location; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Age: age of perennial crops (in year); Year: sampling year.

1.3. Results

A total of 18536 individuals of *P. cupreus* and 10765 of *B. sclopeta* were collected in pitfall traps between 2005 and 2013. The two species accounted for more than 50% of the total activity density (AD) in pitfall traps (Table 2.A in *Supplementary Material*). The number of individuals caught per trap (observed mean \pm SE; all crop types combined) fluctuated among years, with a minimum in 2013 for both species (*P. cupreus*: 1.07 ± 0.19 ; *B. sclopeta*: 0.73 ± 0.18) and a maximum in 2008 for *P. cupreus* (15.10 ± 2.15) and 2005 for *B. sclopeta* (16.12 ± 6.04) respectively. With the emergence traps, a total of 98 *P. cupreus* and 390 *B. sclopeta* were trapped between early April and early June in 2012 and 2013.

The AD of *P. cupreus* was significantly higher in traps located within fields than in traps located in field margins (observed mean \pm SE: 6.08 ± 0.27 and 1.97 ± 0.20 within fields and in margins, respectively – Model 1, Tables 2.2-3). In addition, the dynamics of *P. cupreus* AD differed according to trap location (Table 2.3). For *B. sclopeta* instead, there was no overall significant AD difference between trap locations (Model 1, Tables 2.2-3), but the temporal dynamics of AD differed between

locations with steeper increases within fields than in field margins during the spring. Analyses were performed to further investigate the dynamics of AD of both carabid species within fields and in field margins separately.

The temporal dynamics of *P. cupreus* AD had the same pattern in all crop margins and decreased significantly from the beginning of the trapping period to the end (Fig. 2.2a – Model 2, Tables 2.2-3). AD differed significantly between crops, being highest in sunflower margins and lowest in grassland margins (Fig. 2.2a – Table 2.3). *Brachinus sclopeta* AD in field margins was almost zero and did not vary among crops (Model 2, Tables 2.2-3).

Within fields, *P. cupreus* AD and its dynamics varied significantly among crops (Model 3, Tables 2.2-3). The highest AD was in oilseed rape during the whole trapping period and was more than twice higher than in all other crops (Fig. 2.2b). Among the other crops, *P. cupreus* AD was maximal in alfalfa and was null in grassland fields (Fig. 2.2b). In alfalfa and winter cereal, the highest AD was at the beginning of the trapping period. Then, AD decreased continuously in alfalfa while the decrease started from mid-May in winter cereal. In oilseed rape and sunflower, *P. cupreus* AD increased during spring, peaked from the end of May to mid-June and then decreased. As for *P. cupreus*, *B. sclopeta* AD and its dynamics varied significantly among crops (Model 3, Tables 2.2-3). *Brachinus sclopeta* individuals were almost exclusively trapped in oilseed rape fields (Fig. 2.2c) where AD increased importantly until mid-June and then declined.

P. cupreus AD and its dynamics did not vary with the age of alfalfa and grassland (Model 4, Tables 2.2-3). *B. sclopeta* AD tended to decrease with age of perennial crops (Model 4, Table 2.3). Neither *P. cupreus* nor *B. sclopeta* AD in margins and within winter cereal fields were influenced by the previous crop (Models 5-6, Tables 2.2-3).

Distribution of overwintering *P. cupreus* was influenced neither by the crop nor by the trap location (Model 7, Tables 2.2-3). *B. sclopeta* emerged mainly in field margins (Model 7, Tables 2.2-3), whatever the crop (Table 2.3).

P. cupreus overwintering densities were low in winter cereals, both within the fields and in their margins and irrespective of the previous crop type. High densities of *B. sclopeta* emerged in OSR/WC field margins (Model 8, Tables 2.2-3), while almost no emergence occurred elsewhere (Fig. 2.3).

Table 2.3 Values and significance of Type II Wald chi square tests realized on fixed effects selected in each of the final tested models after the backward stepwise selection procedure (see Table 2.2). P was set to 0.10 for variable selection.

		<i>P. cupreus</i>		<i>B. sclopeta</i>	
Fixed effects		Chisq	P (>Chisq)	Chisq	P (>Chisq)
Model 1	JD	2.57	0.11	8.63	0.003
	JD ²	0.21	0.65	8.97	0.003
	TL	0.46	< 0.001	87.54	< 0.001
	JD:TL	1.30	0.25	19.58	< 0.001
	JD ² :TL	52.57	< 0.001	206.40	< 0.001
Model 2	JD	31.45	< 0.001	3.71	0.05
	JD ²	-	-	5.52	0.02
	Crop	30.80	< 0.001	10.84	0.03
	JD:Crop	-	-	10.14	0.04
	JD ² :Crop	-	-	9.48	0.05
Model 3	JD	2.40	0.12	7.66	0.006
	JD ²	0.58	0.44	8.92	0.003
	Crop	63.66	< 0.001	112.35	< 0.001
	JD:Crop	116.46	< 0.001	25.77	< 0.001
	JD ² :Crop	120.23	< 0.001	21.89	< 0.001
Model 4	JD	19.01	< 0.001	0.01	0.95
	JD ²	0.72	0.39	5.15	0.02
	Crop	55.37	< 0.001	27.33	< 0.001
	Age	0.02	0.89	0.09	0.76
	JD:Crop	51.12	< 0.001	44.00	< 0.001
	JD ² :Crop	85.21	< 0.001	36.37	< 0.001
	JD*Age	21.07	< 0.001	46.36	< 0.001
	JD ² *Age	22.00	< 0.001	22.24	< 0.001
	Crop*Age	-	-	3.12	0.08
	JD*Crop:Age	-	-	4.90	0.03
	JD ² *Crop:Age	-	-	28.55	< 0.001
Model 5	JD	2.94	0.09	-	-
	JD ²	1.03	0.31	-	-
	Previous Crop	1.17	0.56	-	-
	JD*Previous Crop	3.35	0.19	-	-
	JD ² *Previous Crop	6.33	0.04	-	-

In model formulae: Crop: sampled crop; Previous crop; TL: trap location; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Age: age of perennial crops (in year); Year: sampling year.

Table 2.3 To continue

Model 6	JD	18.94	< 0.001	-	-
	JD ²	2.56	0.11	-	-
	Previous Crop	2.37	0.31	-	-
	JD*Previous Crop	9.53	0.009	-	-
	JD ² *Previous Crop	10.61	0.005	-	-
Model 7	Crop	1.85	0.40	3.18	0.20
	TL	0.09	0.77	181.97	< 0.001
	Crop*TL	7.30	0.007	5.46	0.07
	Year	5.03	0.08	5.35	0.02
Model 8	Previous Crop	2.84	0.24	20.07	< 0.001
	TL	0.09	0.76	16.85	< 0.001
	Previous Crop*TL	10.37	0.006	34.45	< 0.001

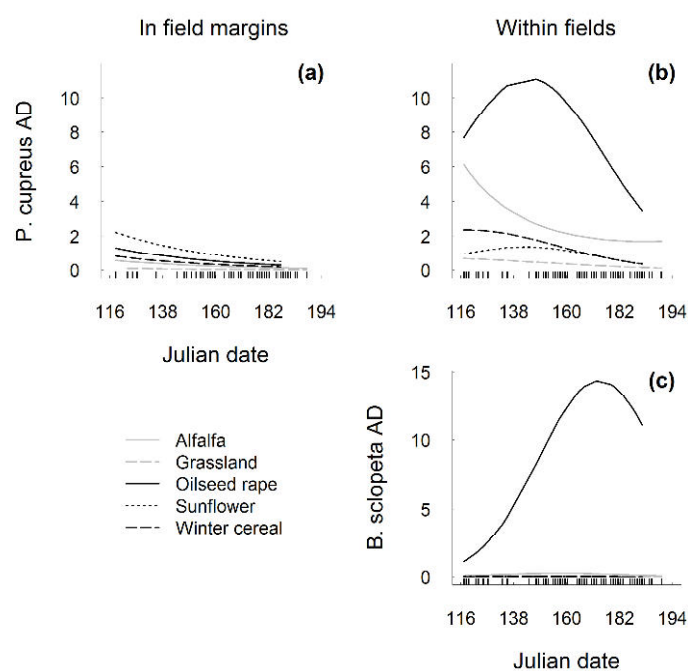


Figure 2.2 Spring dynamics of *P. cupreus* activity-density (AD) per trap in field margins (a) and of *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD within fields (b-c) of alfalfa, grassland, oilseed rape, sunflower and winter cereal. Predictions were made over all years using parameters estimated in GLMM models 2 and 3. Julian date courses from the 27th April to the 18th July. Width of ticks at the bottom of each plot represents the sampling effort.

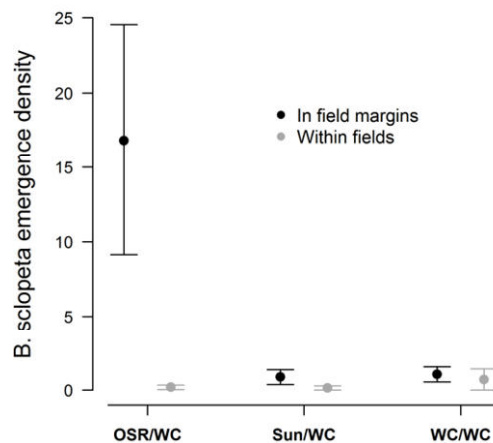


Figure 2.3 Effects of the previous crop (oilseed rape, sunflower and winter cereal) and trap location (in field margin or within field) on *B. sclopeta* emergence density per trap in winter cereal fields (observed mean \pm SE over all years).

1.4. Discussion

Crop type strongly influenced spring activity density (AD) and overwintering emergence of both *P. cupreus* and *B. sclopeta*, the two dominant spring breeding carabid species in the study area. Oilseed rape had a highly beneficial role for both species which, however, showed different strategies of habitat use to complete their life cycle. Using pitfall traps, some limitations can appear when comparing AD among crops, due to differences in catch probability (Lang 2000; Thomas *et al.* 2006). Nevertheless, biases linked to variation in activity alone cannot explain observed differences among crops. Furthermore, differences among crops were supported by results obtained using the unbiased emergence trap method (Holland & Reynolds 2003). Effect of crop type on carabid species distribution had only been suggested in previous studies (*e.g.*, Thomas *et al.* 2002; Holland *et al.* 2005; Eyre *et al.* 2013). Importantly, contrary to these earlier studies which involved one or few fields at small spatial and temporal scales, our results are based on a large dataset of different fields and crop types. The present design overcomes the uncertainties generated by the highly heterogeneous distribution of carabid beetles within fields, between fields and between years (*e.g.*, Holland & Luff 2000; Holland & Reynolds 2003).

1.4.1. Spatial and temporal distribution shifts among habitat types

During the spring reproductive period, *P. cupreus* AD was high in every crop except grassland. This is consistent with previous studies that have shown its preference for arable lands (Langmaack *et al.* 2001; Holland *et al.* 2005). In addition, differences were found in AD and its dynamics among crops. First, AD was highest in oilseed rape and alfalfa during the early spring. This suggests that these crops were major overwintering habitats for this species. Consistently, *P. cupreus* post-

overwintering emergences tended to be highest within fields of oilseed rape. Post-overwintering emergences in alfalfa were lower than expected according to pitfall trap data. This raises the difficulty of interpreting pitfall trap data, which measure both activity and abundance (Thiele 1977). Overwintering in field margins, especially in those bordering sunflower and oilseed rape fields, was also suggested by pitfall and emergence data. By using emergence traps, more robust data were obtained because the confounding influence of activity and redistribution was excluded (Holland & Reynolds 2003). Here, the high and rapidly declining early spring AD in alfalfa and margins may be explained by *P. cupreus* redistribution from perennial habitats to annual crops. Then, AD peaked in late May, especially in oilseed rape, suggesting that it may be the main reproductive habitat for *P. cupreus*. Since abundance and reproductive success in one crop may have an impact on the following crop type in a crop succession (Holland & Reynolds 2003), adults of the new generation should be expected to overwinter within OSR/WC fields. However, in our study there was no positive influence of oilseed rape in the previous year on overwintering emergences and spring AD in winter cereal. This result suggests a complete distribution shift between spring and winter.

Unlike the relative ubiquity of *P. cupreus*, *B. sclopeta* life cycle was strongly associated to a single crop, oilseed rape. AD dynamics peaked in June within oilseed rape fields while it remained almost zero elsewhere. Following the same rationale as for *P. cupreus*, a positive influence of oilseed rape as previous crop was expected in winter cereal. This hypothesis was partially supported since post-overwintering emergences occurred mainly in the margins of OSR/WC. This suggests that *B. sclopeta* moved before winter from fields to their margins to overwinter, as reported for many carabid species (Holland & Luff 2000). The combination of emergence and pitfall trap results also supported a complete changeover in spring of *B. sclopeta* from OSR/WC margins to WC/OSR fields, highlighting the complementarity of the two trapping methods.

Changes in habitat suitability, due to crop rotation and associated agricultural practices, are likely to induce the observed distribution shifts (Holland & Luff 2000). Such distribution shifts have been reported in *P. cupreus* (Thomas *et al.* 2001) and other carabid species (Holland 2002; Thorbek & Bilde 2004; Holland *et al.* 2005), suggesting either inter-field movements or differences in survival rates. Rapid colonization of fields sown with oilseed rape in August by *P. cupreus* adults of the new generation was strongly suggested by the present study. Conversely, in *B. sclopeta* inter-field movements to reach new oilseed rape fields are likely to occur in spring since it was found to overwinter in OSR/WC margins. In the present study, inter-field movements were not directly addressed but might well explain the patterns observed. Further studies are needed to investigate the effect of landscape configuration and composition on carabid movements since landscape structure has been shown to affect carabid communities (Maisonhaute *et al.* 2010; Trichard *et al.* 2013).

Patterns found using emergence and pitfall traps were consistent for *P. cupreus*, but not for *B. sclopeta* which was absent from early spring pitfall traps in OSR/WC field margins. Differences in species' dispersal ability may explain this paradox. *Poecilus cupreus* is reported to disperse mainly by walking (Wallin 1985). Consistently, moving individuals were caught in pitfall traps. On the other hand, colonization of new oilseed rape fields in spring is likely to occur through long distance flight in *B. sclopeta*. Accordingly, most of *B. sclopeta* individuals were caught in the collection bottle at the top of the emergence traps while *P. cupreus* individuals were caught in the pitfall traps of the emergence traps (data not shown).

1.4.2. Oilseed rape: a highly beneficial crop for carabid beetles

Association with a particular crop had been previously suggested for carabid beetles, and for *P. cupreus* in particular (Heydemann 1955; Thomas *et al.* 2001; Holland *et al.* 2005). Carabid beetle preference for oilseed rape, despite the large quantity of chemical insecticides used on this crop, had been previously reported (Williams 2010; Eyre *et al.* 2013).

First, species may select oilseed rape according to the coincidence of their periods of emergence, activity and breeding with oilseed rape phenology and timing of crop management practices (Thiele 1977; Holland & Luff 2000). In the study area, oilseed rape is available all year round since new oilseed rape fields are sown in August and oilseed rape stubbles are ploughed in October (Fig. 2.1). Hence, new oilseed rape fields provide an undisturbed habitat in autumn with a large vegetation cover. This may explain why *P. cupreus* has been found overwintering within new oilseed rape fields. Second, species distribution depends on availability of resources (Lövei & Sunderland 1996). *P. cupreus* preference for oilseed rape can be related to the larger amount of prey items found in oilseed rape (Haschek *et al.* 2012), especially agricultural pests such as the pollen beetle *Meligethes aeneus* (Stephens) (Veromann *et al.* 2008), *Ceutorhynchus* German weevils (Piper & Williams 2004), the brassica pod midge *Dasineura brassicae* (Winnertz) (Schlein & Büchs 2004) or slug eggs (Oberholzer & Frank 2003). Similarly, as an ectoparasitoid, *B. sclopeta* is limited by the presence of its hosts. Host species of European *Brachinus* remain unknown but are likely coleopterans (Erwin 1979; Saska & Honek 2004), as most oilseed rape pests (Alford *et al.* 2003; Williams 2010). Moreover, Saska & Honek (2004) demonstrated that larvae of two closely-related species (*B. crepitans* and *B. explodens*) were able to feed on pupae of *Amara* Bonelli carabid beetles which are particularly abundant in oilseed rape throughout Europe (Williams *et al.* 2010) and in our study site in particular (unpublished result). Association with oilseed rape for reproduction may explain why *B. sclopeta* colonized oilseed rape only in spring, when its reproductive period start (Saska & Honek 2008). Finally, abiotic characteristics such as soil structure and microclimatic conditions affect carabid beetles and could influence the observed distribution pattern (Thiele 1977; Forsythe 2000; Giglio *et al.* 2003). Habitat

selection based on soil softness (Giglio *et al.* 2003) may partly explain the higher density of individuals overwintering within fields of annual crops which are ploughed annually. Moreover, oilseed rape provides moist environmental conditions that are preferred by the two studied species (Forsythe 2000; Pilon *et al.* 2013).

1.5. Acknowledgments

We are especially grateful to Steve Augiron and the numerous field workers who helped collect the data. We thank Gaël Caro and Nicolas Gross for their useful comments. We also thank all involved farmers for letting us work on their land. An English-proof reader, Alan Scaife, has read the paper. R.M. was funded by a Région Poitou-Charentes and Département des Deux-Sèvres Ph.D. grant. This work is part of the Landscaphid project and was supported by the ANR Systerra program (French National Research agency, ANR-09-STRA-05) and by the French national DIVA2 program.

2. Supplementary analyzes on the distribution and abundance of numerically dominant carabid beetles during the summer-autumn period in an agricultural landscape

Ronan Marrec, Isabelle Badenhausser, Marilyn Roncoroni, Nadine Guillon, Bertrand Gauffre

Section information	Highlights:
<i>SUPPLEMENTARY ANALYZES</i>	<ul style="list-style-type: none">• We examined the dynamics of activity-density of <i>P. cupreus</i> and <i>B. sclopeta</i> during the summer-autumn period.• Carabid AD remained maximal in oilseed rape during this period.• Sunflower appeared to be a potential summer habitat for <i>P. cupreus</i>, as a step between birth fields and overwintering sites.• Conversely, <i>B. sclopeta</i> individuals were only present within and in margins of oilseed rape fields until winter.

2.1. Introduction

The aim of these supplementary analyzes is to complete the life cycle of the two studied species, *P. cupreus* and *B. sclopeta* and to validate the assumptions made on the population processes in the discussion of the §1. In this section we hypothesized that distribution shifts observed between the spring reproductive period and the overwintering period are likely due to inter-field movements in autumn, from fields harboring reproduction/larval development to overwintering habitats.

2.2. Material and methods

To analyze the dynamics of *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD during the summer-autumn period we used a dataset collected in 2012 and 2013 in the LTER ZA “Plaine et Val de Sèvre”. Fields of alfalfa, oilseed rape, sunflower and winter cereal were sampled once a month from early July to early December (Table 2.4). Cultural practices occurred during the trapping period: harvesting (in July for oilseed rape and winter cereal and in October for sunflower), tillage and sowing (from late August-early September for WC → OSR and in October-November for OSR/Sun → WC). We did not take into account the following crop in the succession in this study and fields were thus characterized (for

Table 2.4 Description of the dataset.

	Year	Nb traps	TL	Sampling dates	NSes	Number of sampled fields per crop			
						Alfalfa	OSR	Sun	WC
<i>Pitfall traps</i>	2012	4	F/M	7 th July-9 th November	5	23	23	12	28
	2013	4	F/M	2 nd July-6 th December	6	13	10	7	35
	<i>Total number of traps (margin/field)</i>					36/108	33/99	19/57	63/189

Year: trapping year; Nb traps: number of traps per field; TL: trap location within the field (F) or in field margin (M); Sampling dates; NSes: number of trapping sessions per trap; Number of sampled fields per crop: in alfalfa; OSR: oilseed rape; Sun: sunflower; WC: winter cereal.

the whole trapping period) by the crop implemented during spring in the sampling year. Three pitfall traps were placed at 10, 20 and 30 m from the field margin and one additional trap was placed in the grassy field margin. Traps were filled with a 50% preservative solution of ethanol. Pitfall traps were left in place for four trapping-effective days and, for a given year, were set up at the same location for all sessions.

We analyzed the influence of crop type and date in margins and within fields separately using distinct GLMM models. Two random intercepts were included in the models to account for the sampling design: the field identity and an observation level factor (to account for overdispersion). Seasonal variation was considered as the sampling Julian date (JD) as a quadratic covariate, using a two-degree scaled polynomial (scaled with mean = 0). The sampled crop and sampling year were added as fixed factors. Two-way interaction was added between crop and date. Models were built and variables were selected following the procedure used in the §1 (Table 2.5).

Table 2.5 GLMM statistical models (full and selected models) used to study *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD. Only fixed effects are shown.

Model	TL	Crops	Sampling years	Species	Full model	Selected model
1	M	WC, OSR, Sun, Alf	2012-2013	<i>P. cupreus</i>	Crop*(JD + JD ²) + Year	Null
				<i>B. sclopeta</i>		Crop
2	F	WC, OSR, Sun, Alf	2012-2013	<i>P. cupreus</i>	Crop*(JD + JD ²) + Year	Crop + JD + JD ²
				<i>B. sclopeta</i>		Crop*JD + JD ²

TL: trap location (within the field (F) or in field margin (M)); Crops: sampled crops (WC: winter cereal; OSR: oilseed rape; Sun: sunflower; Alf: alfalfa). In model formulae: Crop: sampled crop; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Year: sampling year.

Table 2.6 Values and significance of Type II Wald chi square tests realized on fixed effects selected in each of the final tested models after the backward stepwise selection procedure (see Table 2.5). P was set to 0.10 for variable selection.

	Fixed effects	<i>P. cupreus</i>		<i>B. sclopeta</i>	
		Chisq	P (>Chisq)	Chisq	P (>Chisq)
Model 1	JD	-	-	-	-
	JD ²	-	-	-	-
	Crop	-	-	8.99	0.03
	JD:Crop	-	-	-	-
	JD ² :Crop	-	-	-	-
	Year	-	-	-	-
Model 2	JD	0.18	0.67	0.72	0.40
	JD ²	29.65	< 0.001	14.82	< 0.001
	Crop	27.51	< 0.001	66.44	< 0.001
	JD:Crop	-	-	14.82	< 0.001
	JD ² :Crop	-	-	-	-
	Year	-	-	-	-

In model formulae: Crop: sampled crop; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Year: sampling year.

2.3. Results

During the summer-autumn period, *P. cupreus* AD in field margins was almost zero and did not vary among crops (Model 1, Tables 2.5-6). *B. sclopeta* AD in field margins varied depending on the crop they were bordering but did not vary with time during the summer-autumn period (Model 1, Tables 2. 5-6). *B. sclopeta* AD was low in all crop margins but tended to be higher in margins of oilseed rape fields (Fig. 2.4b).

Within fields, *P. cupreus* AD varied significantly among crops but not its dynamics (Model 2, Tables 2.5-6). AD peaked in all crops in July and August and then decreased everywhere (Fig. 2.4a). The highest AD was observed in oilseed rape during the whole trapping period and was more than twice higher than in all other crops during the peak (Fig. 2.4a). Among the other crops, *P. cupreus* AD was the highest in sunflower and was very low in alfalfa and winter cereal (Fig. 2.4a). *B. sclopeta* AD and its dynamics varied significantly among crops (Model 2, Tables 2.5-6). *B. sclopeta* individuals were almost exclusively trapped in oilseed rape (Fig. 2.4c) where AD was maximal in July.

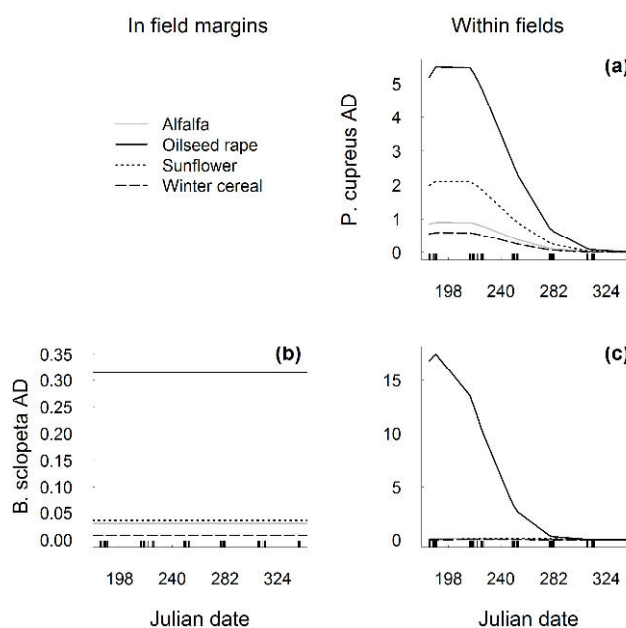


Figure 2.4 Summer-autumn estimated dynamics of *P. cupreus* and *B. sclopeta* activity-density (AD) per trap within fields (a,c) and of *B. sclopeta* AD in field margins (b) of alfalfa, oilseed rape, sunflower and winter cereal. Predictions were made over all years using parameters estimated in GLMM models 1 and 2. Julian date courses from the 2nd July to the 6th December. Width of ticks at the bottom of each plot represents the sampling effort.

2.4. Discussion

Oilseed rape remained the most suitable crop during the summer-autumn period (*i.e.*, after harvesting) for the two studied species. As suggested in §1, oilseed rape stubbles should provide resources and shelter for *P. cupreus* and *B. sclopeta* until ploughing.

While it was unsuitable during the spring reproductive period for *P. cupreus* (§1), AD was relatively high in sunflower during summer-autumn. This suggests that *P. cupreus* can colonize sunflower during summer. These distribution shifts highlight *P. cupreus* as a relatively ubiquitous species.

Conversely, *B. sclopeta* did not use sunflower as a summer refuge but remained in oilseed rape stubbles during the summer-autumn period. However, individuals were also found in oilseed rape field margins. The use of oilseed rape field margins as an autumn-winter refuge is congruent with emergence traps results which showed that most individuals overwintered in this habitat.

3. Supplementary analyzes about the cropping system: role of the “hidden” heterogeneity on habitat suitability for numerically dominant carabid beetles in an agricultural landscape

Ronan Marrec, Gaël Caro, Isabelle Badenhauer, Vincent Bretagnolle, Marilyn Roncoroni, Nadine Guillon, Steve Augiron, Bertrand Gauffre

Section information	Highlights:
SUPPLEMENTARY ANALYZES	<ul style="list-style-type: none"> • The “hidden” heterogeneity associated with practices only marginally affected <i>P. cupreus</i>. • Farming practices are not to be considered as dissociated categories but as evenly distributed along a gradient of intensification.

3.1. Introduction

At the field scale crop type consists in the “visible” heterogeneity differentiating patches between them. However, differences in suitability can exist among fields of a given crop type, and this “hidden” variability is only poorly considered in agroecological studies (Vasseur *et al.* 2013). Vasseur *et al.* (2013) define this hidden heterogeneity mainly as the heterogeneity resulting from the diversity of cropping systems (and associated cultural practices). In this concise section we tested for the influence of the cropping system on spring dynamics of activity-density (AD) of *Poecilus cupreus* and *Brachinus sclopeta*.

The cropping system is the multiannual crop rotation and management (Sebillotte 1990). The choice of particular farming practices and their temporal organization by farmers is driven by different economic, agronomic and social constraints (Vasseur *et al.* 2013). Since the emphasis of the negative effect of intensive practices on human health and the environment, different alternative cropping systems are developed and promoted by public policies, in Europe in particular. To reduce biodiversity loss, the European policy settled Agri-Environmental Schemes (AES) (Henle *et al.* 2008) in 1992, which were designed to balance the negative effects of intensive agriculture by offering financial incentives to farmers for adopting environmentally friendly farming practices (Kleijn *et al.* 2006; Whittingham 2007). More information about the interests and roles of AES are provided in Caro, Marrec *et al.* (in preparation – Annexe B at the end of the manuscript).

In this study we investigated the influence of cropping system on the spring dynamics of *P. cupreus* AD. More precisely, we aimed at establishing the impact of different AES designed to reduce chemical inputs in annual crops and to reduce the intensity of management practices both in annual crops and grasslands/alfalfa fields. Carabid beetles are not particularly targeted by any AES, but are important components of functional biodiversity in agroecosystems. Crop management intensity has been found to influence species distribution and activity (Ribera *et al.* 2001; Cole *et al.* 2002; Eyre *et al.* 2003), and agricultural practices such as tillage or pesticide use have been shown to influence their abundance either directly, through mortality and emigration, or indirectly, by affecting local microhabitat conditions (Kromp 1999; Cole *et al.* 2002; Thorbek & Bilde 2004; Hatten *et al.* 2007). Nevertheless, contrasted results on the influence of AES, and organic farming in particular, in regard to carabid beetles are found in the literature (Mäder *et al.* 2002; Pfiffner & Luka 2003; Purtauf *et al.* 2005b; Hole *et al.* 2005; Bengtsson *et al.* 2005; Garratt *et al.* 2011; Eyre *et al.* 2013).

3.2. Material and methods

To investigate the effect of cropping system on the spring AD of carabid beetles we used a subset of our global dataset (see Table 2.1 and §1) which was designed specifically for this question. In 2009 and 2010, 221, 110 and 89 fields of winter cereal, alfalfa and grassland, respectively, were sampled using three pitfall traps put between 10 and 15 m from the field margin. They were put in place for five days and filled with a 50% conservative solution of ethylene-glycol. Sampled fields were classified according to the cropping system implemented, *i.e.*, conventional or AES categories (Table 2.7). We analyzed the influence of AES category and date within fields of winter cereal and semi-natural crops (alfalfa, grassland) separately using distinct GLMM models with Poisson distribution and a log-link function. Two random intercepts were included in the models to account for the sampling design: the field identity and an observation level factor (to account for overdispersion). Seasonal variation was considered as the sampling Julian date (JD) as a quadratic covariate, using a two-degree scaled polynomial (scaled with mean = 0). The AES category and sampling year were added as fixed factors in the two models and the sampled crop in the model 2 (alfalfa, grassland). Two-way interaction was added between category and date in model 1 (winter cereal) and three-way interaction was added between crop, category and date in model 2. Models were built and variables were selected following the procedure used in the §1 (Table 2.8). Analyses were conducted on *P. cupreus* only as *B. sclopeta* was not found in the sampled crops (see §1).

Table 2.7 Summary of AES implemented and their categorization. Number of sampled fields for each crop and AES category is provided.

AES category	Practices involved	WC	Alfalfa	Grassland
Conventionnal	conventionnal (no AES)	123	64	47
	crop rotation			
AES_1	reduction of herbicides	40	-	-
	reduction of fertilization			
	reduction of herbicide and fertilization			
AES_2	no tillage	45	-	-
AES_3	organic farming	13	-	-
AES_4	arable reversion to grassland/alfalfa	-	34	8
AES_5	extensive management of grassland	-	3	11
AES_6	delayed cutting	-	9	23
	set aside			

3.3. Results

The spring dynamics of *P. cupreus* AD was only marginally influenced by the AES category within winter cereal fields (Model 1 – Tables 2.8-9, Fig. 2.A in *Supplementary Material*). Organically farmed fields (AES_3) tended to harbor higher *P. cupreus* AD than other cropping systems (Table 2.B in *Supplementary Material*). AD in organic fields (AES_3) was significantly higher than in not ploughed fields (AES_2).

In perennial crops, the spring dynamics of *P. cupreus* AD was also only marginally influenced by the AES category (Model 2 – Tables 2.8-9, Fig. 2.B in *Supplementary Material*). *P. cupreus* AD tended to be higher in conventionally managed perennial crops than in unmanaged fields (AES_6) (Table 2.B in *Supplementary Material*).

Table 2.8 GLMM statistical models (full and selected models) used to study the influence of cropping systems on *P. cupreus* AD. Only fixed effects are shown.

Model	TL	Crops	Sampling years	Species	Full model	Selected model
1	F	WC	2009-2010	<i>P. cupreus</i>	Cat*(JD + JD ²) + Year	Cat + Year
2	F	Alf, Grass	2009-2010	<i>P. cupreus</i>	Crop*Cac*(JD + JD ²)	Crop*(JD + JD ²) + JD*Cac

TL: trap location (within the field (F)); Crops: sampled crop used in given model (WC: winter cereal; Alf: alfalfa; Grass: grassland). In model formulae: Crop: sampled crop; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Cat: AES category; Year: sampling year.

Table 2.9 Values and significance of Type II Wald chi square tests realized on fixed effects selected in each of the final tested models after the backward stepwise selection procedure (see Table 2.8). P was set to 0.10 for variable selection.

	Fixed effects	<i>P. cupreus</i>		<i>B. sclopeta</i>	
		Chisq	P (>Chisq)	Chisq	P (>Chisq)
Model 1	JD	-	-		
	JD ²	-	-		
	Cat	7.53	0.06		
	JD:Cat	-	-		
	JD ² :Cat	-	-		
	Year	44.28	< 0.001		
Model 2	JD	2.66	0.11		
	JD ²	1.83	0.18		
	Crop	33.47	< 0.001		
	Cat	6.95	0.07		
	Cat:Crop	-	-		
	JD: Cat	6.26	0.10		
	JD ² :Cat	-	-		
	JD:Crop	7.42	0.006		
	JD ² :Crop	6.33	0.01		
	JD:Cat:Crop	-	-		
	JD ² :Cat:Crop	-	-		
	Year	-	-		

In model formulae: Crop: sampled crop; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Cat: AES category; Year: sampling year.

3.4. Discussion

P. cupreus was only marginally affected by differences in both physical and chemical cultural practices in winter cereals. AD tended to be higher in organic fields than in fields cropped with other cropping systems, but this result was very weak. *P. cupreus* is the dominant species over the study area (Table 2.A in *Supplementary Material*). As a consequence, one can expect that this species should not be importantly numerically affected by cultural practices and spatiotemporal heterogeneity in agricultural landscapes. Species dominating unstable habitats and landscapes are likely selected upon a set of symptomatic coadapted traits, including high dispersal abilities and reproduction rate and a short lifespan (*i.e.*, in the case of carabid beetles, an annual life cycle) (Grime 1974, 1977; Ronce *et al.* 2000). These species were described as “fugitive” (Hutchinson 1951; Horn & Mac Arthur 1972; Tilman 1994), “ruderal” (Grime 1977), or « colonizer » species (Baker & Stebbins 1965). In the case of *P. cupreus*, lifespan is not shorter than in other annual species. However, dispersal rates and habitat generalism are probably very high in this species (as supposed in §1), which therefore could explain how *P. cupreus* face cultural practices.

This weak response may also be due to the variability of farming practices within each AES category which are likely to induce the high variability of AD in our results. Indeed, categories of farming practices are not really dissociated; farming practices are probably to be seen as evenly distributed along a continuum from the more intensive to the less, and are likely to overlap among categories (Vasseur *et al.* 2013; Puech *et al.* 2014). For instance, the expected positive influence of organic farming (AES_3) versus conventional agriculture is often mitigated, as a consequence of the variability of cropping systems in the two categories and of the substitution of conventional practices by organic inputs and frequent mechanical soil practices potentially lethal for arthropods (Thorbeck & Bilde 2004; Bengtsson *et al.* 2005; Zehnder *et al.* 2007; Bahlai *et al.* 2010). In the same way, the AES “no tillage” (AES_2) involves a high variety of practices alternative to deep tillage (INRA 2001).

In perennial crops, *P. cupreus* AD tended to be more influenced by AES type. *P. cupreus* AD was slightly higher in conventionally managed fields than in fields set aside or with a delayed cutting (AES_6). Vegetation of the later fields was not cut during the trapping period. Consequently, vegetation density and height were much higher there than in conventionally managed fields. Vegetation density has already been shown to affect catch probability when using pitfall traps, which could explain these differences (Lang 2000; Thomas *et al.* 2006). Nevertheless, microclimate and resource availability are affected by vegetation density and are also likely to affect crop suitability and thus *P. cupreus* AD.

4. Conclusions

Dans ce chapitre nous nous sommes intéressés à étudier l'influence de paramètres locaux pouvant affecter la dynamique d'abondance et la distribution des carabiques dominant les terres agricoles de la zone d'étude, la ZA « Plaine et Val de Sèvre ».

Nous avons pu mettre en évidence deux stratégies d'utilisation des patches d'habitats permettant à *Poecilus cupreus* et *Brachinus sclopeta* de se maintenir efficacement dans les paysages agricoles. Celle de la première espèce est basée sur un généralisme d'habitat lui permettant d'utiliser efficacement les cultures annuelles, habitats éphémères dans les paysages, tout au long de l'année. La stratégie de la deuxième espèce est basée sur l'utilisation exclusive du colza au printemps et des habitats semi-naturels en hiver (bandes enherbées principalement). Néanmoins, ces deux stratégies se basent sur deux éléments communs : (i) l'utilisation préférentielle du colza comme habitat de reproduction et (ii) l'utilisation très probable de la dispersion et de mouvements à l'échelle du paysage pour se maintenir, induits par les rotations de culture et expliquant les changements brutaux de distribution observés.

La variabilité des systèmes de culture n'a que très peu affecté l'activité-densité de *P. cupreus*. Ce résultat confirme le fait que les espèces se maintenant dans des écosystèmes très instables sont sélectionnées sur un ensemble de traits (dont la capacité à se disperser) leur permettant de faire face à une grande partie des perturbations, notamment liées aux pratiques dans les agroécosystèmes (Grime 1974, 1977; Ronce *et al.* 2000).

Ces résultats indiquent l'importance de considérer la nature des patches d'habitats cultivés, car ce facteur a un effet majeur sur la distribution et la dynamique d'activité-densité de ces espèces.

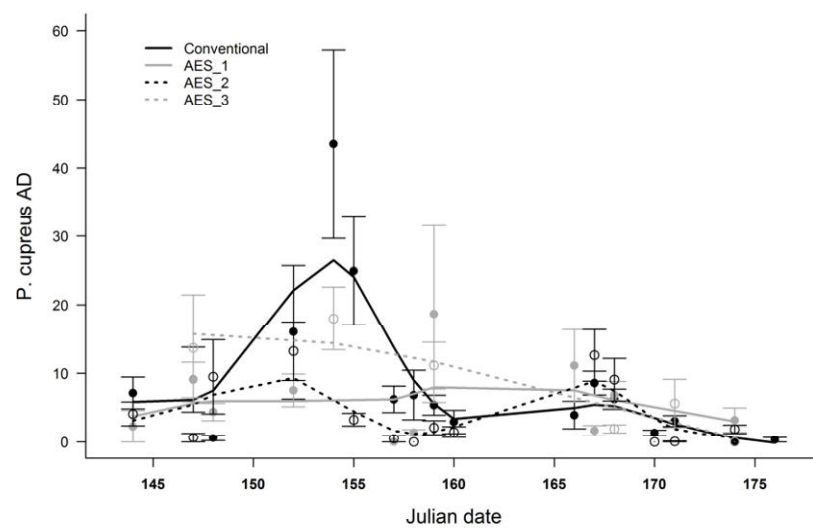
5. Supplementary Material

Supplementary Table 2.A Overall and per crop relative abundance of carabid beetle species in the study area. Are presented the 11 species over 133 accounting for at least 2% of the total activity-density during the 2005-2013 period.

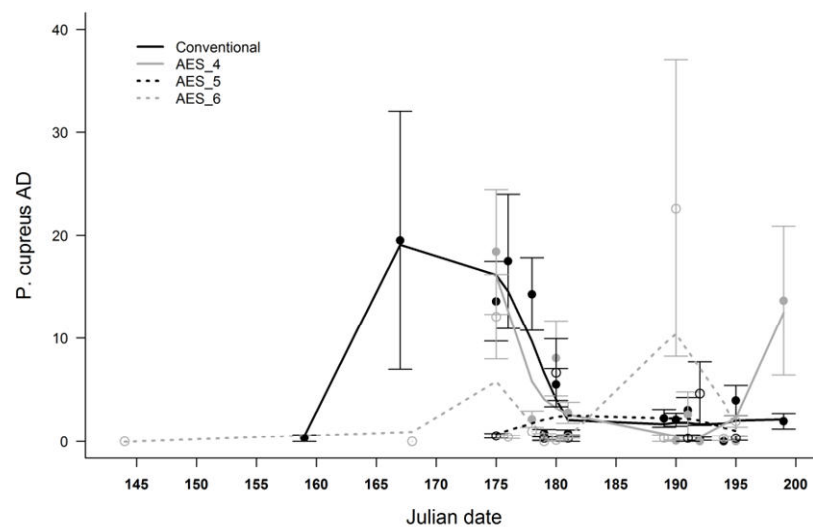
	OSR	Sun	WC	Alfalfa	Grassland	All crops
<i>Poecilus cupreus</i>	27,4%	24,9%	35,9%	38,7%	33,3%	33,1%
<i>Brachinus sclopeta</i>	39,9%	5,8%	6,4%	19,5%	7,7%	20,4%
<i>Anchomenus dorsalis</i>	12,5%	1,8%	9,2%	8,8%	4,6%	9,7%
<i>Pterostichus melanarius</i>	1,2%	9,8%	9,5%	0,6%	2,6%	4,6%
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	1,4%	27,0%	2,8%	4,1%	7,3%	4,1%
<i>Brachinus crepitans</i>	0,6%	3,4%	8,5%	1,7%	7,6%	4,1%
<i>Calathus fuscipes</i>	0,9%	11,9%	3,7%	3,5%	2,6%	3,2%
<i>Nebria salina</i>	2,0%	2,9%	2,7%	5,2%	0,8%	3,0%
<i>Amara similata</i>	7,2%	0,2%	0,2%	0,7%	0,3%	2,6%
<i>Trechus quadristriatus</i>	0,2%	0,8%	6,0%	0,7%	1,2%	2,4%
<i>Harpalus dimidiatus</i>	0,8%	2,4%	2,3%	2,5%	6,8%	2,0%
Total	94,0%	91,0%	87,4%	86,0%	74,7%	89,1%

Supplementary Table 2.B Values and significance of post-hoc Tukey tests realized on AES category factor in selected models.

		<i>P. cupreus</i>	
	Fixed effects	z value	P (> z)
Model 1	AES_1 - Conv	0.98	0.75
	AES_2 – Conv	-1.04	0.72
	AES_3 – Conv	2.15	0.13
	AES_2 – AES_1	-1.64	0.34
	AES_3 – AES_1	1.38	0.50
	AES_3 – AES_2	2.57	0.05
Model 2	AES_4 - Conv	0.06	1.00
	AES_5 – Conv	-1.50	0.42
	AES_6 – Conv	-2.40	0.07
	AES_5 – AES_4	-1.30	0.55
	AES_6 – AES_4	-1.93	0.21
	AES_6 – AES_5	-0.39	0.98



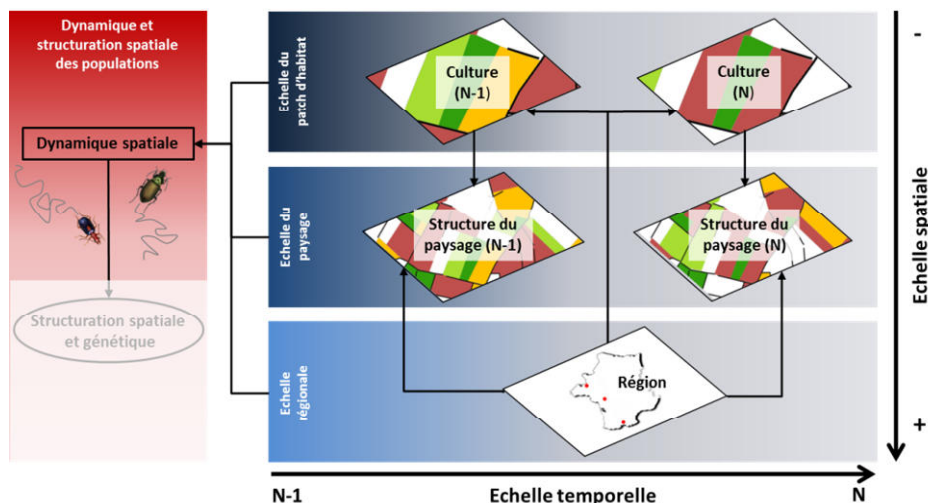
Supplementary Figure 2.A Observed spring dynamics of *P. cupreus* activity-density (AD) per trap within fields of winter cereal depending on AES category: conventional (black solid line and circles), AES_1 (grey solid line and circles), AES_2 (black dashed line and empty circles) and AES_3 (grey dashed line and empty circles). Categorization of AES is to be found in Table 2.9. Julian date courses from the 24th May to the 25th June.



Supplementary Figure 2.B Observed spring dynamics of *P. cupreus* activity-density (AD) per trap within fields of perennial crops depending on AES category: conventional (black solid line and circles), AES_4 (grey solid line and circles), AES_5 (black dashed line and empty circles) and AES_6 (grey dashed line and empty circles). Categorization of AES is to be found in Table 2.9. Julian date courses from the 24th May to the 18th July.

Influence du contexte paysager et régional sur l'abondance et la distribution des carabiques dominant les terres arables

3



Le but de ce chapitre est d'identifier les paramètres paysagers pouvant affecter la dynamique de distribution et d'abondance des espèces de carabiques dominant les terres arables.

Dans un premier temps nous avons déterminé l'influence, au printemps, de la composition paysagère dans trois contextes régionaux contrastés du point de vue de leur degré d'intensification : du plus bocager au plus intensif, les sites « Armorique » (Bretagne), « Vallées et Coteaux de Gascogne » (Midi-Pyrénées) et « Plaine et Val de Sèvre » (Poitou-Charentes). Dans cette étude, un intérêt particulier a été apporté à étudier l'influence de l'hétérogénéité temporelle des paysages sur les espèces, en intégrant à la fois le contexte paysager de l'année d'échantillonnage et celui de l'année précédente. D'une part, nous avons étudié la distribution des individus de deux espèces dominantes sur les trois sites d'études, *Poecilus cupreus* et *Anchomenus dorsalis* (§1). Nous avons choisi de structurer l'analyse de nos données de la même manière pour toutes les questions, par l'utilisation de modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) structurés par échelle spatiale.

Dans un second temps, en utilisant le même type d'analyses, nous avons étudié l'influence de l'hétérogénéité « cachée » (au sens de Vasseur *et al.* 2013) induite par le système de culture et les conduites culturelles associées (catégorisées selon le type de Mesure Agro-Environnementale (MAE) implanté vs. conventionnel) sur l'ensemble de la communauté de carabiques (§2). Cette question étant plus éloignée du sujet de ma thèse, nous avons choisi de placer le manuscrit de cette partie en annexe à cette thèse (Annexe B).

La première section de ce chapitre fait l'objet d'une publication qui sera soumise prochainement dans *Journal of Biogeography* et est intitulée : « **Scale dependent influence of landscape composition on two dominant carabid beetles in three contrasted agricultural regions of western France** ».

La deuxième section de ce chapitre fait l'objet d'un article écrit en collaboration avec Gaël Caro, post-doctorant au CEBC, qui sera également soumis très prochainement au journal *Basic and Applied Ecology*. Il est intitulé : « **The proportions of Agro-Environmental Schemes in the landscape surrounding crops influence carabid diversity** ».

1. Scale dependent influence of landscape composition on two dominant carabid beetles in three contrasted agricultural regions of western France

Ronan Marrec^a, Isabelle Badenhauer^{a,b}, Gaël Caro^a, Paul Miguet^{c,d}, Vincent Bretagnolle^a, Manuel Plantegenest^e, Aude Vialatte^f, Bertrand Gauffre^{a,b}

^a CEBC, UMR 7372 CNRS – Université de La Rochelle, F-79360 Villiers en Bois, France

^b INRA, USC 1339 CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

^c INRA, UR PSH, F- 84000 Avignon, France

^d Geomatics and Landscape Ecology Research Laboratory, Carleton University, K1S 5B6 Ottawa, Canada

^e Agrocampus Ouest, UMR IGEPP 1349, F-35653 Le Rheu, France

^f Univ Toulouse, INPT ENSAT, UMR DYNAFOR 1201, F-31320 Castanet Tolosan, France

Article information

IN PREPARATION

To be submitted to *Journal of Biogeography*

Highlights:

- Both the local and landscape contexts influenced *Poecilus cupreus* and *Anchomenus dorsalis*
 - Environmental influences and scales varied among sites and landscape descriptors
 - Species were impacted by landscape context up to the maximal scale tested (1000 m), suggesting that landscape influences carabids at larger scales.
 - The proportions of annual crops in the previous year had the strongest influence on both the distribution and abundance of the two species
 - Results suggest oilseed rape (in the three sites and for the two species) and spring crops (mainly in PVS site for *P. cupreus*) as source habitats at the landscape scale
-

1.1. Introduction

Carabid beetles have been shown to provide natural pest control which is an important ecosystem service supporting agricultural production (Thiele 1977; Kromp 1999). The development and application of practical techniques for managing carabid populations is thus a central challenge for sustainable agriculture and depends on detailed knowledge of their ecology. Many factors influence distribution and abundance of organisms at the field, landscape and regional scales (*e.g.*, Östman *et al.* 2001; Tscharnkte *et al.* 2005; Rusch *et al.* 2011; Jonason *et al.* 2013). At the field scale, crop type has been recognized major determinant of carabid population distribution and abundance (Stinner & House 1990; Kromp 1999; Holland & Luff 2000; Attwood *et al.* 2008; Garratt *et al.* 2011; Marrec *et al.* 2014a). Carabids could also be strongly affected by management practices either directly, through mortality and emigration, or indirectly, through changes in local food resources or microhabitat conditions (Kromp 1999; Cole *et al.* 2002; Thorbek & Bilde 2004; Hatten *et al.* 2007). In response to crop rotation, distribution shifts are likely to occur at scales larger than the field through the dispersal of individuals in search for a new habitat (Dunning *et al.* 1992; Marrec *et al.* 2014a). Hence, at the landscape scale, distribution and abundance of arthropods should be affected by landscape structure, which influences (i) the availability of suitable habitats and (ii) the ability of individuals to reach them (Clough *et al.* 2005; Chaplin-Kramer *et al.* 2011; Shackelford *et al.* 2013). At the landscape level, most of the studies focused on the influence of landscape characteristics on the composition of carabid communities (*e.g.*, de la Pena *et al.* 2003; Burel *et al.* 2004) and highlighted the importance of permanent landscape elements such as grasslands, hedgerows and woodlots and of the composition of the arable mosaic (Weibull *et al.* 2003; Weibull & Östman 2003; Purtauf *et al.* 2005b; Werling & Gratton 2008; Maisonhaute *et al.* 2010). Aviron *et al.* (2005) provided contrasted results with a low influence of landscape context on carabid assemblages in agricultural land. Recent studies focusing on carabid abundance showed that carabid densities were not related to landscape complexity described using the amount of semi-natural pastures and the length of field borders, nor to crop rotation length (Rusch *et al.* 2014), but were positively correlated with the proportion and heterogeneity of arable land (Maisonhaute *et al.* 2010; Caballero-López *et al.* 2012). These results suggest that carabids living in arable fields may benefit from landscape intensification in heterogeneous agroecosystems. Management practices at the field and landscape levels may impact carabids differently among regions due to differences in climatic conditions which impact both the representation of the different crops and habitats in the landscape, the timing of management practices (sowing and harvesting) and the microclimatic conditions (Forman 1995; Castellazzi *et al.* 2008; Smith & Olesen 2010).

In many landscape ecological studies, the landscape scale considered is arbitrary selected (see Wheatley & Johnson 2009 for a review), although *a priori* definition of the scale entails a risk of misspecification of the effects of landscape descriptors. Indeed, studies have suggested that species

respond to landscape context at particular scales (Wiens 1989; Holland *et al.* 2004; Schmidt *et al.* 2008; Martin & Fahrig 2012), likely in relation to species dispersal abilities (Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Tschamtker *et al.* 2005; Schmidt *et al.* 2008) and the way individuals perceive and exploit their resources in heterogeneous environments (Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Thies *et al.* 2003; Rusch *et al.* 2012). Hence, species traits such as dispersal abilities, habitat preferences and diet may result in scales of response being species specific. Moreover, scales of influence are likely to differ among landscape descriptors depending on their functional role for the species, and a descriptor may influence species at several spatial scales depending on the processes which are impacted (Martin & Fahrig 2012). Accordingly, considering the effects of landscape descriptors at specific scales appears more relevant than a common and single scale for all landscape descriptors (Graf *et al.* 2005; Boscolo & Metzger 2009; Bradter *et al.* 2013). It has also been well demonstrated that considering only a fraction of the potential range of scales at which a landscape variable may affect an ecological process not only reduces the chance of detecting an effect of the descriptor (Brennan *et al.* 2002) but, in the presence of non-linear effects, can also lead to contradictory findings (Eigenbrod *et al.* 2008).

In agricultural landscapes, carabid communities are usually numerically dominated by a few species (Holland & Luff 2000; Luff 2002), which are of major importance as they have a high potential to ensure biological control. A recent study established a significant effect of crop type on abundance and distribution of these dominant carabid species (Marrec *et al.* 2014a), suggesting intense distribution shifts at the landscape scale following crop rotation. Hence, landscape composition in the previous year may potentially influence carabid abundance in the successive year. Yet, how crop type interacts with landscape composition and whether regional context modulates these local and landscape influences remain unknown. Altogether, taking into account landscape composition at different spatial scales and in the present and previous years would improve our understanding of population functioning in agroecosystems. The aim of our study was to investigate these issues. Spring activity-density (AD) in winter cereal and oilseed rape fields of two dominant carabid species, *Poecilus cupreus* (Linnaeus) and *Anchomenus dorsalis* (Pontoppidan), was surveyed during two or three years in three western France agricultural sites exhibiting contrasted degrees of agricultural intensification. We hypothesized that landscape influence could be modulated by the regional context, in particular when crop type suitability varies among regions. We also expected the scale of influence of the different landscape descriptors to vary depending on the species and process affected. Consequently, we addressed the following questions: (i) Does crop type influence, at the local and landscape scales, vary among regions? (ii) At which temporal and spatial scales landscape composition influences carabid beetles?

1.2. Material and methods

1.2.1. Study sites and sampling design

Carabid beetles were trapped during spring in three French long-term ecological research sites located along the French Atlantic coast more than 300 km apart (Fig. 3.1). Sites differ in their level of agricultural intensification. The study site “Armorique” (Arm) (48°36' N, 1°32' W) is an area composed of hedged farmlands, characterized by a mixture of cultivated crops (mainly winter wheat and maize) and permanent grasslands with a dense network of hedgerows. The study site “Vallées et Coteaux de Gascogne” (VCG) (43°17' N, 0°54' E) is a less intensified hilly farmland, composed of crop-livestock fields and a high proportion of permanent grasslands. The study site “Plaine et Val de Sèvre” (PVS) (46°23' N, 0°41' W) is a flat intensive farmland area dominated by annual crops. The three agricultural areas also differ slightly according to the timing of cultural practices (Table 3.1). The latter did not vary in OSR among study sites. However, WC fields were ploughed and sown almost one month earlier in Arm site than in the two other sites (Table 3.1).

In the three study sites, the sampling was carried out in conventionally managed fields of winter oilseed rape and winter cereal. Arm was monitored in 2010 and 2011 (41 fields), VCG from 2010 to 2012 (48 fields) and PVS from 2011 to 2013 (99 fields) (Table 3.A in *Supplementary Material*). Data were collected from late April to early July using three (or two in PVS in 2013) 8-cm diameter pitfall traps randomly put within fields for four effective days and half-filled with a 50% conservative solution of ethanol and detergent. The number of trapping sessions ranged from two to nine depending on site and year (Table 3.A in *Supplementary Material*). Carabid beetles were stored in the lab in a 96° ethanol solution and identified at the species level.

1.2.2. Carabid species

In order to compare the influence of landscape composition among regions, the study was conducted on species common and abundant over the three sites. Only two species, *P. cupreus* (41, 39 and 17% of the total abundance in Arm, VCG and PVS sites, respectively) and *A. dorsalis* (8, 14 and 5% of the total abundance in Arm, VCG and PVS sites, respectively), dominated carabid assemblages over the three study sites (Table 3.B in *Supplementary Material*) and were thus selected for this study. *P. cupreus* and *A. dorsalis* are common and omnivorous species on arable lands, especially winter cereals and oilseed rape (Langmaack *et al.* 2001; Büchi 2002; Schlein & Büchs 2004; Thorbek & Bilde 2004; Luik *et al.* 2005; Zaller *et al.* 2009). Both species overwinter as adults and reproduce in spring (Matalin 2007; Pilon *et al.* 2013). They are macropterous, with well-developed wing muscles

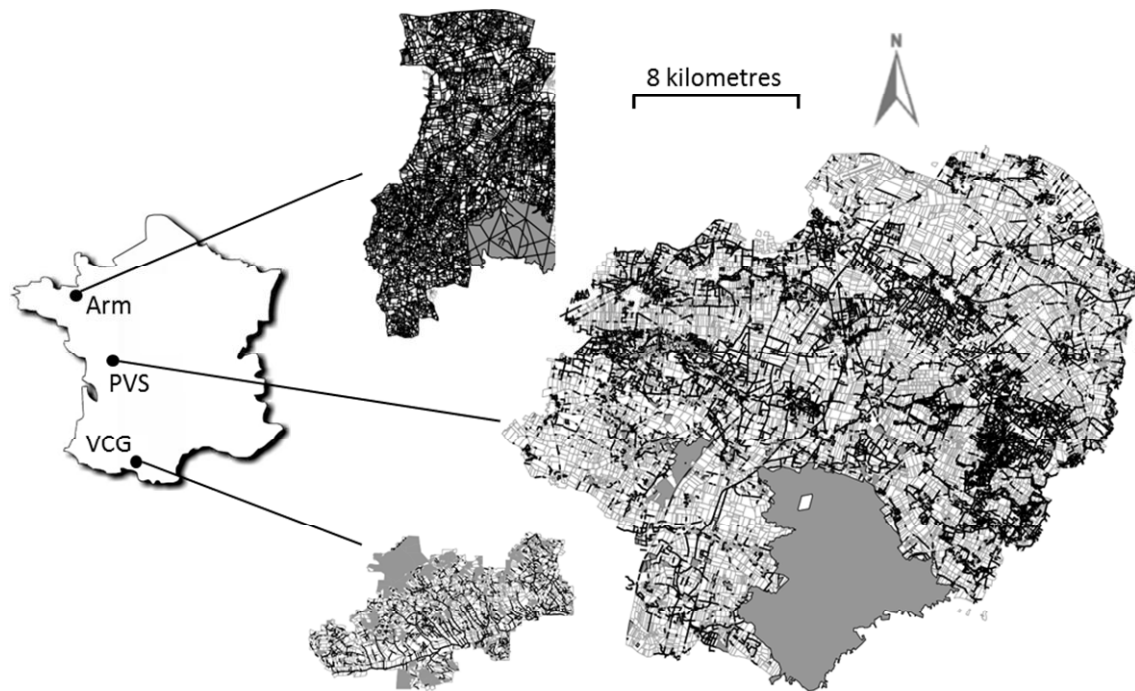


Figure 3.1 Maps of the three study sites showing the density of hedgerows (black lines) and the proportion of woodland (grey areas). From north to south, Arm, PVS and VCG study sites.

(Bommarco 1998b; Pilon *et al.* 2013), although *P. cupreus* is more likely to disperse by walking (Wallin 1985).

1.2.3. Landscape variables

As suggested by Martin & Fahrig (2012), we chose composition-based measurements of patch isolation rather than distance-based measurements to study species responses to landscape. Nine landscape descriptors based on landscape composition were calculated in buffers at different scales: eight consisted in the proportion of the main habitat types covering the buffer area, *i.e.*, two semi-natural habitats (grassland and woodland) and three annual crops (winter cereal, oilseed rape and spring crops (sunflower, maize and legumes)) in the current and previous years. Crops in the previous year were included since they may influence carabid abundance and distribution in the landscape the following year (Marrec *et al.* 2014a). The last landscape descriptor characterized the hedgerow network and was calculated as the ratio of total hedgerow length over buffer area (km/km^2). Following previous studies (*e.g.*, Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Holland *et al.* 2004b; Ricci *et al.* 2009; Gray *et al.* 2010; Bradter *et al.* 2013; Diekötter *et al.* 2014), landscape was characterized at different spatial scales to determine the most relevant descriptor-specific scale. Concentric buffers around each sampling point were set at 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900 and 1000m radius using QUANTUMGIS 2.2 (Quantum GIS Development Team 2012). The maximal distance was set to 1000m because of unmapped area at larger scales.

To characterize the global landscape context in each study site, we calculated mean, standard deviation, minimum and maximum values of the relative proportions of perennial habitats and annual crops (N) and of the hedgerow index in the largest buffers (1000m).

1.2.4. *Statistical analyzes*

Because of the important number of local and landscape variables that could impact carabid AD, we could not include all descriptors at once in a single model. Hence, we used a step-by-step procedure. First, we selected local and sampling design variables. Second, scale(s) of influence were selected for each landscape descriptor.

Local model. In the first step, we selected the variables linked with local context and sampling design, without considering any landscape descriptor. We realized a generalized linear mixed model (GLMM) for all study sites combined, with Poisson distribution and log-link function (R package lme4 – Bates & Maechler 2013) using the number of individuals caught in a pitfall trap as the response variable. The sampled field identity (N = 150, 195 and 322 levels for Arm, VCG and PVS sites, respectively) and an observation level were included in all models as random intercepts. Furthermore, to account for changes in the consistency of the pattern among fields, a random slope for the distance between the sampling point and the field margin was included in all models. Variables added as fixed effects were (i) the sampling year, included as a factor, (ii) the Julian date (JD), as a quadratic covariate, using a two-degree scaled polynomial (scaled with mean = 0), (iii) the sampled crop, as a factor and (iv) the study site, as a factor. Three-way interaction between the crop, site and date was added to account for differences in temporal dynamics among crops and sites, and for differences in the effect of crop among sites. We selected the more relevant alternative model using a repeated regression procedure based on the Akaike information criterion (AIC). Considering a dAIC of ten with the “best” model, the more parsimonious model was selected. Selected model will be referred as the “local model” in the text.

Landscape models. In the second step, to account for landscape influence, we realized GLMM models considering one landscape descriptor at one scale and variables selected in the local model at each time (nine descriptors / ten scales). Landscape descriptors (scaled with mean = 0) were considered as a quadratic covariate, using a two-degree scaled polynomial, to account for non-linear effect. Two-way interaction between the landscape descriptor and site was added to account for differences in the effect of the landscape descriptor among sites. For each descriptor/scale we selected the more relevant alternative model using the procedure as described above. We plotted dAIC (AIC compared with the local model) with scale for each descriptor (Fig. 3.A in *Supplementary Material*).

At each scale, Akaike weights of each descriptor were calculated following Burnham & Anderson (1998):

$$w_i(AIC) = \frac{\exp\left\{-\frac{1}{2}\Delta_i(AIC)\right\}}{\sum_{k=1}^K \exp\left\{-\frac{1}{2}\Delta_k(AIC)\right\}}, \quad [1]$$

so that $\sum w_i(AIC) = 1$, with $\Delta_i(AIC)$ the difference in AIC between the model i (among k) and the best candidate model among the K models. Weight $w_i(AIC)$ can be assimilated as the probability that the model i is the best model (in the AIC sense), given the data and the set of candidate models. Given the large number of landscape descriptors and scales, we selected the scale(s) for which AIC was (i) at least 10 less than AIC of the local model, (ii) less than the AIC of the next smaller and larger scale and (iii) less than the AIC for the second closest smaller and larger scale (procedure proposed by Bradter *et al.* (2013)). Moreover, to be selected, AIC at two scales had to be separated by an AIC-gap of at least 10. Consequently, none, to three scales were selected for each descriptor, separated by at least two scale ranges and presenting a gap of at least ten in AIC between them. When several scales were selected for a given descriptor, a global model was realized including the descriptor at all the selected scales. We selected the more relevant and parsimonious alternative model using the procedure as described above.

Table 3.1 Proportion of semi-natural habitats and annual crops in the current year and hedgerow density (km/km²) in the landscapes surrounding sampling points in 1000m radius buffers. Mean \pm SD, minimum (Min) and maximum (Max) values are provided for the three study sites. Average time periods of winter cereal (WC) and oilseed rape (OSR) sowing in the three study sites are presented in the bottom part of the table.

Landscape descriptors	Arm site			VCG site			PVS site		
	Mean \pm SD	Min	Max	Mean \pm SD	Min	Max	Mean \pm SD	Min	Max
Woodland	9.0 \pm 8.2	0	40.8	16.6 \pm 10.2	2.8	45.2	6.9 \pm 9.7	0	54.6
Grassland	30.7 \pm 12.6	1.1	56.6	37.6 \pm 12.1	13.5	62.1	6.8 \pm 7.4	0	39.1
SC	21.8 \pm 6.1	1.4	38.2	14.6 \pm 7.7	1.4	34.6	20.7 \pm 7.9	2.2	47.3
OSR	2.0 \pm 2.0	0	7.4	3.1 \pm 3.8	0	13.9	7.5 \pm 5.4	0	26.0
WC	17.3 \pm 6.7	2.8	39.6	20.9 \pm 6.3	7.9	37.4	38.4 \pm 10.7	9.9	62.6
Hedgerow	250.8 \pm 46.6	122.5	332.5	46.4 \pm 14.3	21.2	77.5	31.1 \pm 21.8	2.5	147.7
WC sowing	late September – late October			early November			early November		
OSR sowing	late August – early September			late August – early September			late August – early September		

1.3. Results

1.3.1. Characteristics of study sites

The mean proportions of each land cover in 1000 m buffers and their range varied importantly among study sites (Table 3.1). Grassland was the dominant land use in Arm and VCG study sites (Mean proportion per 1000 m buffer \pm SD: 30.66% \pm 12.56 and 37.61% \pm 12.05 respectively) whereas it was lower in PVS (6.79% \pm 7.41) where WC was the dominant crop type (38.43% \pm 10.69). The hedgerow density was much higher in Arm site (Mean value per 1000 m buffer \pm SD: 250.8 km/km² \pm 46.6) than in the two other sites (46.4 km/km² \pm 14.3 and 31.1 km/km² \pm 21.8 for VCG and PVS, respectively). Proportion of OSR was the highest in PVS site (7.5% \pm 5.4), more than twice higher than in the two other sites (2.0% \pm 2.0 and 3.1% \pm 3.8 for Arm and VCG, respectively). The same differences were observed with winter cereal (17.3% \pm 6.7, 20.9% \pm 6.3 and 38.4% \pm 10.7 for Arm, VCG and PVS, respectively). Only the proportion of spring crops tended to be similar among the three study sites.

1.3.2. Sampled crop effect on carabid AD

Significantly more individuals of *P. cupreus* were collected per trap in Arm than in all other sites. On average, *P. cupreus* AD was higher in winter cereal than in oilseed rape fields in Arm (Mean \pm SE per trap: 14.0 \pm 1.2 and 11.1 \pm 2.4, respectively – Fig. 3.2a). Conversely, AD was almost twice lower in winter cereal than in oilseed rape fields in VCG (2.1 \pm 4.7 and 7.0 \pm 16.9, respectively – Fig. 3.2b) and PVS sites (1.1 \pm 2.9 and 2.5 \pm 5.0, respectively – Fig. 3.2c). The dynamics of *P. cupreus* AD in oilseed rape fields did not differ among sites. AD increased until early June and decreased then (Fig. 3.2a-c). In winter cereal fields, AD was the higher at the beginning of the trapping period in Arm and VCG sites, while in PVS site, AD peaked in early June (Fig. 3.2a-c).

On average, *A. dorsalis* AD was almost twice higher in oilseed rape than in winter cereal fields in Arm (Mean \pm SE per trap: 2.0 \pm 6.8 and 1.3 \pm 4.3, respectively – Fig. 3.2d) and in PVS sites (1.3 \pm 5.6 and 0.2 \pm 0.8, respectively – Fig. 3.2f). In VCG site, *A. dorsalis* AD did not differ on average between oilseed rape than in winter cereal fields (1.3 \pm 2.7 and 1.4 \pm 5.5, respectively – Fig. 3.2e). As for *P. cupreus*, the dynamics of *A. dorsalis* AD in oilseed rape fields did not differ among sites. AD increased until the end of May and decreased then (Fig. 3.2d-f). In winter cereal fields, the same pattern was observed in Arm and VCG sites, while in PVS site, AD was almost null and did not peaked (Fig. 3.2d-f).

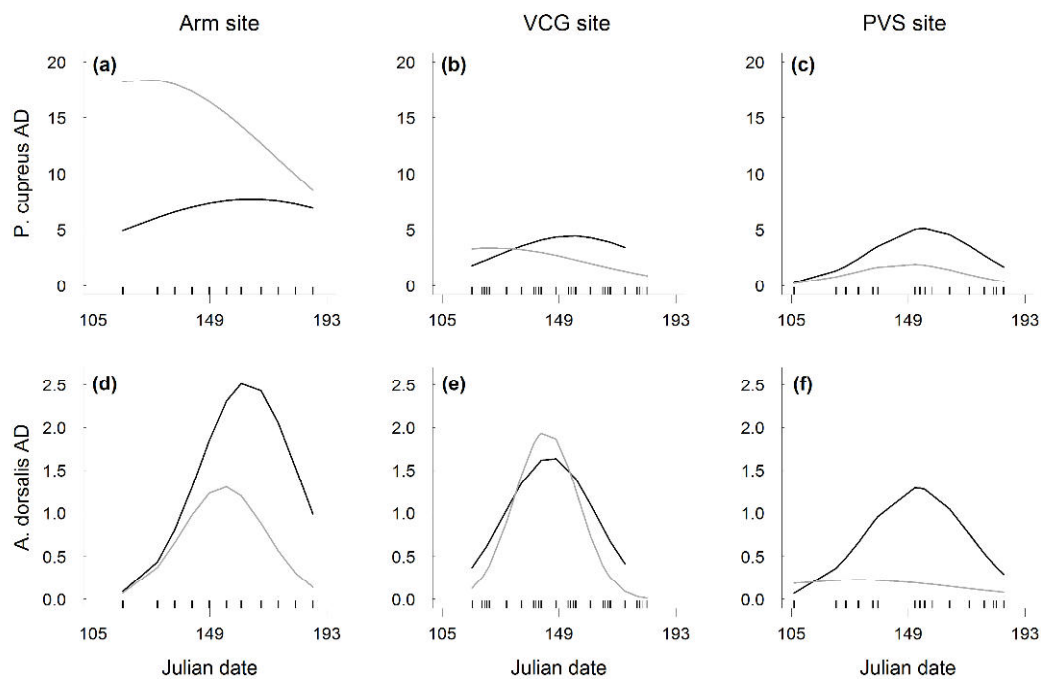


Figure 3.2 Spring dynamics of *P. cupreus* (above) and *A. dorsalis* (below) activity-density (AD) per trap within fields of oilseed rape (black line) and winter cereal (grey line) in Arm (a,d), VCG (b,e) and PVS (c,f) sites. Predictions were made over all sampled years using parameters estimated in the local model. Julian date courses from the 15th April to the 12th July. Width of ticks at the bottom of each plot represents the sampling effort.

1.3.3. Scale-dependent effects of landscape context on carabid AD

Weight of landscape descriptors at each scale. Over the three study sites, the amount of annual crops in the previous year had the better explanation power of spatial variations of *P. cupreus* AD (Fig. 3.3a). The probability that proportion of spring crops in the landscape the previous year was the most explicative descriptor was more than 80% at seven over ten scales (100, 300, 600-1000m). At 200m, proportion of oilseed rape the same year had a probability of 32% to be the best model. At the intermediate scales (400-500m), proportion of winter cereal the previous year had the highest probability to explain variability in *P. cupreus* AD.

As for *P. cupreus*, annual crops in the previous year had the better explanation power of spatial variations of *A. dorsalis* AD (Fig. 3.3b). The probability that proportion of spring crops in the landscape the previous year was the most explicative descriptor was the highest at the smaller scales (up to 400m). At the larger scales (800-1000m), proportion of oilseed rape the same year had the highest probability to be the best model. However, conversely to *P. cupreus*, semi-natural habitats and annual crops in the current year had a good explanation power (Fig. 3.3b). Semi-natural habitats were explicative descriptors at medium scales (400-700m). Proportion of winter cereal in the current year had a probability of 15 and 28% to be the best model at 300 and 400m, respectively, whereas the

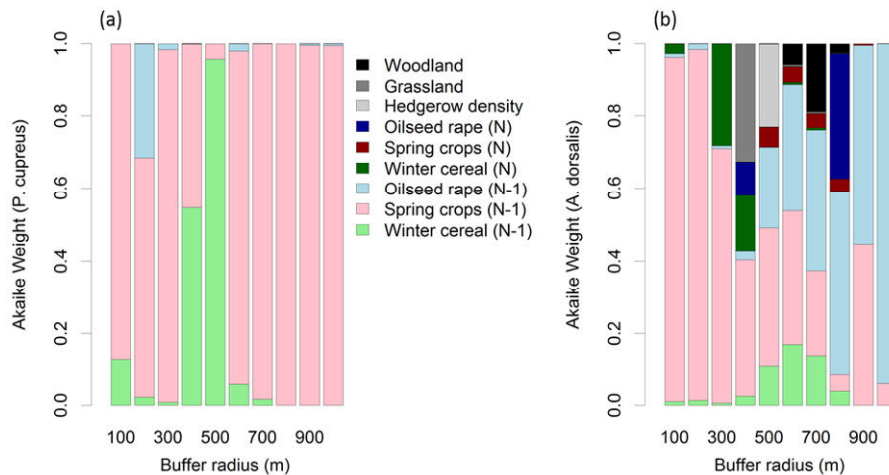


Figure 3.3 Akaike information criterion (AIC) weight of each landscape descriptor for *P. cupreus* (a) and *A. dorsalis* AD (b) at buffer radius (scales) between 100 and 1000 m around sample points.

probability that proportion of oilseed rape in the landscape the current year was the most explicative descriptor was of 35%.

Effect of semi-natural habitats. Only proportion of woodland affected *P. cupreus* AD (at 300m) (Fig. 3.4a). *P. cupreus* AD increased with higher proportions of woodland in Arm site. In VCG and PVS sites, AD increased up to 20% of woodland in the landscape and then decreased. *A. dorsalis* AD was affected by all considered semi-natural habitats (Fig. 3.5a-c). *A. dorsalis* AD decreased up to 20% of woodland in the landscape (at 700m) and then increased in Arm site. The exact opposite pattern was observed in VCG site, while in PVS site, woodland did not impact *A. dorsalis* AD. Higher proportions of grassland (at 400m) impacted positively *A. dorsalis* AD in Arm and PVS site. *A. dorsalis* AD decreased up to 30% of grassland in the landscape and then increased in VCG site. Finally, the hedgerow density had a globally negative impact on *A. dorsalis* AD in the three study sites.

Effect of the proportion of annual crops in the current year. Proportions of oilseed rape (1000m) and winter cereal (100m) in the current year affected *P. cupreus* AD (Fig. 3.4b-c). Higher proportions of oilseed rape in the surrounding landscape had a negative impact on *P. cupreus* AD in the three study sites. *P. cupreus* AD slightly decreased up to 40% of winter cereal in the landscape and then increased in Arm and VCG site. The exact opposite pattern was observed in PVS site. *A. dorsalis* AD was affected by all considered annual crops (Fig. 3.5d-f). Non-linear influence of oilseed rape (at 800m) was observed. *A. dorsalis* AD decreased up to 10% of oilseed rape in the landscape and then increased in VCG and PVS site. In Arm site, AD increased with higher proportions of oilseed rape until ca. 5% and then decreased up to 10%. Higher proportions of spring crops (at 900m) in the surrounding landscape had a positive impact on *P. cupreus* AD in Arm site, negative in VCG site and null in PVS site. *A. dorsalis* AD increased with higher proportions of winter cereal (at 300m) in VCG

site, but only up to 25% in Arm site, and then decreased. Proportion of winter cereal did not impact AD in PVS site.

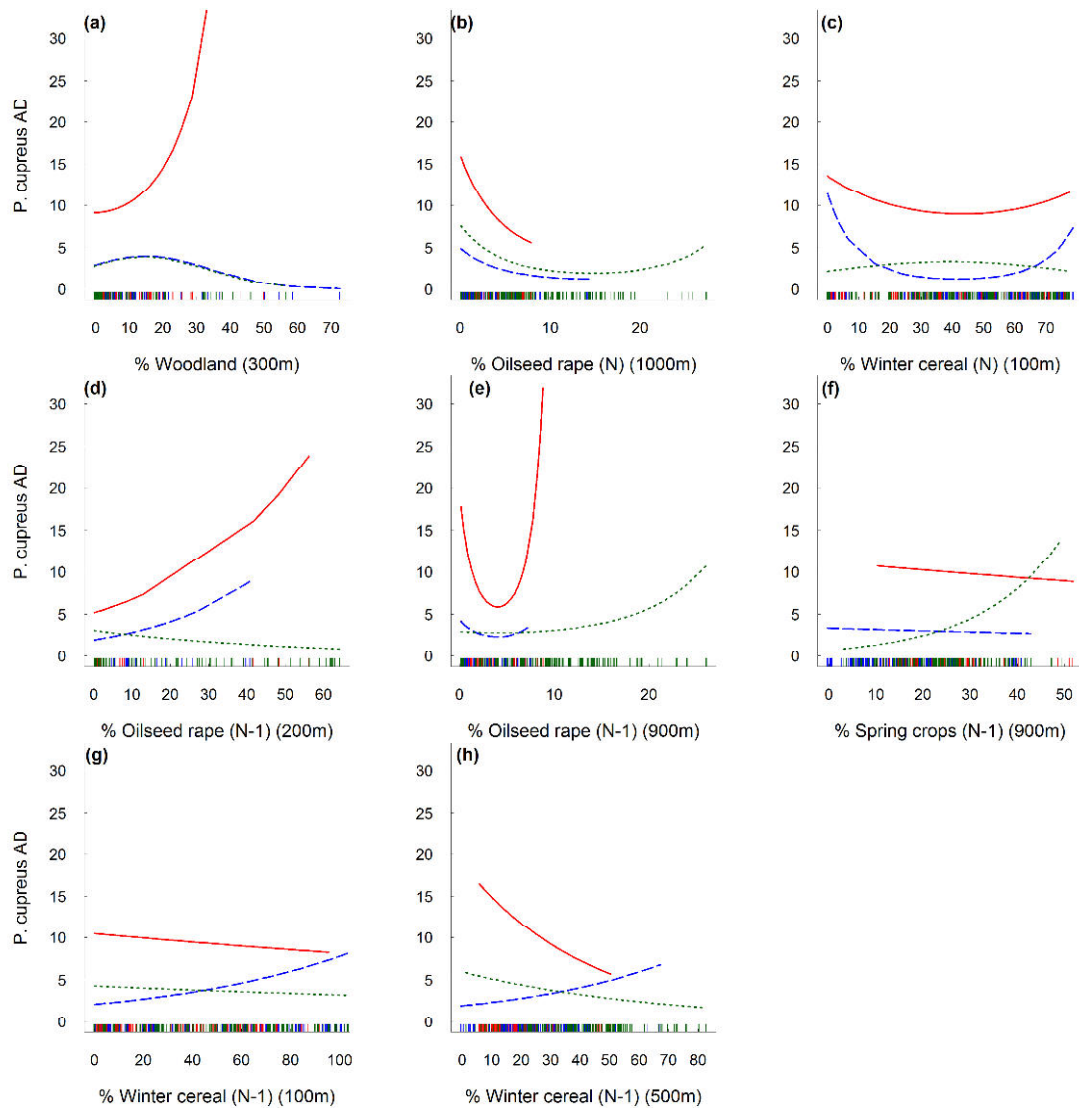


Figure 3.4 Predicted influences of landscape descriptors on *P. cupreus* AD at the selected buffer radius (scales) in the three study sites. Predictions are made for Arm (red solid line), VCG (blue dashed line) and PVS sites (green dotted line). Width of the ticks at the bottom of each plot represents the sampling effort.

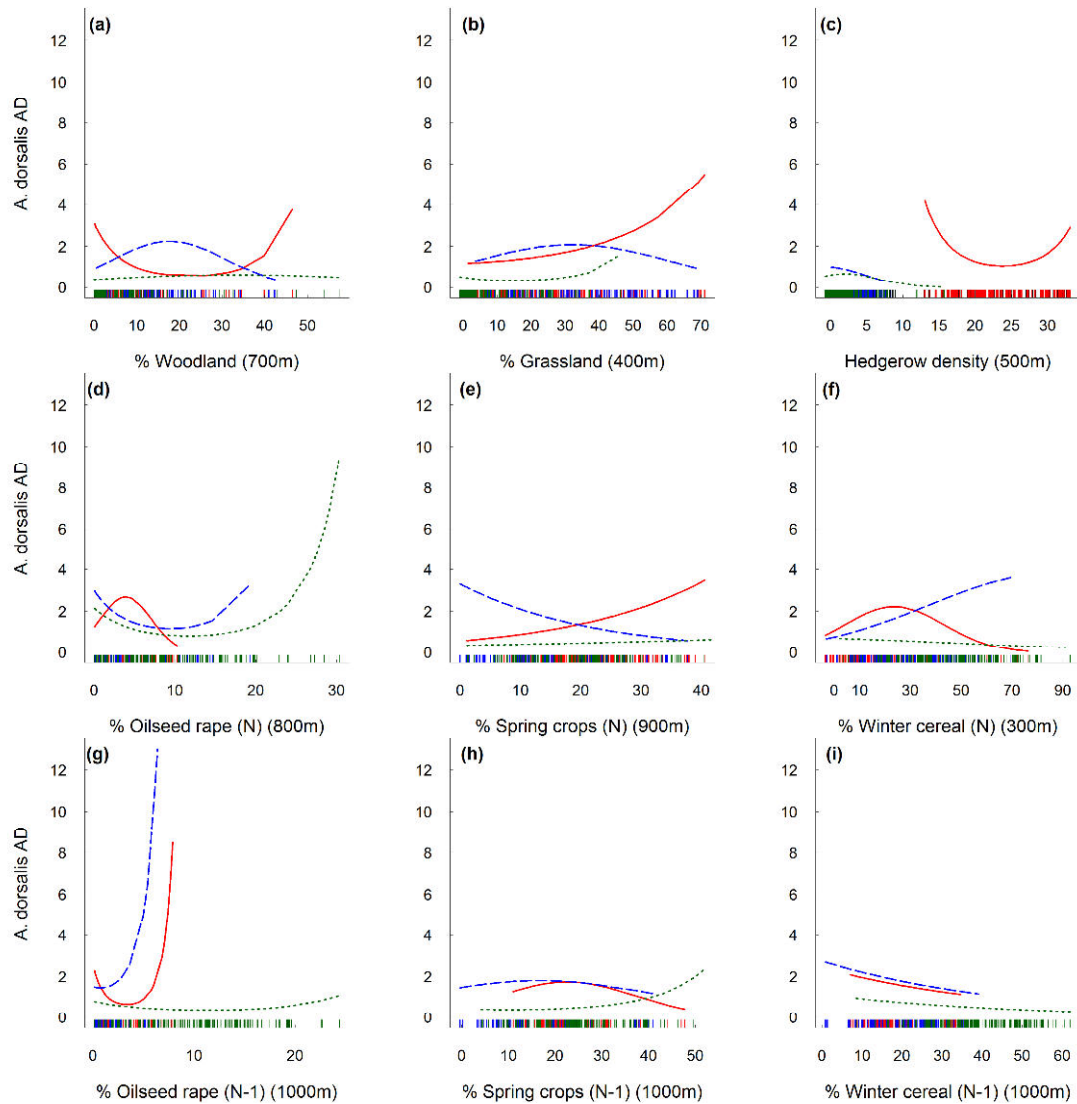


Figure 3.5 Predicted influences of landscape descriptors on *A. dorsalis* AD at the selected buffer radius (scales) in the three study sites. Predictions are made for Arm (red solid line), VCG (blue dashed line) and PVS sites (green dotted line). Width of the ticks at the bottom of each plot represents the sampling effort.

Effect of the proportion of annual crops in the previous year. Previous arable landscape context influenced importantly *P. cupreus* AD in the three study sites (Fig. 3.4d-h). Higher proportions of oilseed rape (at 200m) increased continuously *P. cupreus* AD in Arm and VCG sites, but had a slight negative influence in PVS site. At larger scale (900m), proportion of oilseed rape had a negative impact on *P. cupreus* AD up to 5% and then had a positive influence. At this scale, oilseed rape influenced positively AD in PVS site. Higher proportions of spring crops (at 900m) increased continuously *P. cupreus* AD in PVS site but did not impact AD in the two other sites. The impact of the proportion of winter cereal in the landscape had the influence at 100 and 500m. Higher proportions of winter cereal decreased continuously *P. cupreus* AD in Arm and PVS site while increased AD in VCG site. Previous arable landscape context also influenced importantly *A. dorsalis* AD in the three study sites (Fig. 3.5g-i). Higher proportions of oilseed rape (at 1000m) increased *P. cupreus* AD in

Arm and VCG sites but did not impact AD in PVS site. *A. dorsalis* AD was stable up to 20% of spring crops in the landscape (at 1000m) and then decreased in Arm and VCG sites. Higher proportions of spring crops increased AD since 25% in the landscape. Higher proportions of winter cereal (at 1000m) slightly decreased *A. dorsalis* AD in the three study sites.

1.4. Discussion

In our study we showed that both local (crop type) and large scale (landscape context) factors affected *P. cupreus* and *A. dorsalis* AD. In the three study sites, oilseed rape was the crop in which carabid species AD was the highest compared to winter cereals except in Arm site for *P. cupreus* where the opposite trend was observed. As expected, the effect of landscape descriptors varied depending on the study site and on carabid species, as well as the spatial scales at which landscape descriptors operated which differed according to landscape descriptor and carabid species. For both species and especially for *P. cupreus*, the proportion of annual crops in the previous year had the major influence on species AD compared to the proportion of semi-natural habitats and annual crops in the current year.

Differences in the influence of local and landscape contexts among regions were observed. In general, most of the differences in environmental influences opposed PVS site to the two other sites. This suggests that differences in latitude (*i.e.*, a proxy of climatic conditions) among study sites were not of main influence to explain our results. Instead, the degree of intensification (characterized by the reduction in grassland proportions and hedgerow densities from Arm to PVS sites) was more likely to explain those differences.

For both species, differences among regions were observed at the field scale. Winter cereal appeared less suitable than oilseed rape in PVS and VCG for *P. cupreus* and in PVS for *A. dorsalis*. This could be due to variations in the timing of cultural practices. In Arm site, winter cereals are sown almost one month earlier than in the two other sites (*cf.* Table 3.1). In the autumn, individuals have to find an overwintering habitat, and undisturbed habitats during autumn-winter and with a large vegetation cover are likely to be favored (Thiele 1977; Holland & Luff 2000). Moreover, *P. cupreus* individuals are likely to overwinter within cropped fields and stay in these fields during spring whereas *A. dorsalis* individuals may favor semi-natural habitats to overwinter (Marrec *et al.* 2014a; unpublished data for *A. dorsalis*, Annexe D). This difference in overwintering habitat preferences may explain why differences in *A. dorsalis* habitat preferences were less marked among sites.

1.4.1. Influence of landscape descriptors

AD of the two studied carabid species in oilseed rape and winter cereal fields were mostly influenced by the proportions of annual crops in the landscape during the previous year in the three study sites. Among annual crops, oilseed rape and spring crops had the highest positive effect on both species. This positive influence of oilseed rape was observed in the three sites. In PVS site, oilseed rape has been shown to be likely the main reproductive habitat in spring for the two species (Marrec *et al.* 2014a; unpublished data for *A. dorsalis*, Annexe D) and influence of oilseed rape in the previous year should reflect the availability of reproductive habitats in the surrounding landscape. After harvest, young immature adults would probably shift to alternative habitats during the summer and to overwinter. Since oilseed rape is sown before all other crops in the early autumn, adults reaching new oilseed rapes may safely overwinter. A positive effect of spring crops in the previous year on the two species AD was also observed, but only in PVS site. This result suggests that sunflower and maize could be used as summer habitats since they are harvested only in the autumn. The higher proportion of alternative semi-natural habitats in VCG and Arm may explain why this effect was only observed in PVS. Alternatively, the type of spring crops which may be different than in PVS and less suitable for the species (*e.g.*, Marrec *et al.* 2014a). Carabid AD in oilseed rape and in winter cereal was less impacted by landscape composition in the current year. However, proportions of oilseed rape in the current year had a negative effect on the AD of both species. Since oilseed rape is a suitable habitat, the probability that dispersing individuals colonized an oilseed rape patch before reaching the sampled fields increased with increasing amount of oilseed rape in the surrounding landscape, by a “dilution effect” (Tscharntke *et al.* 2012). Such an effect may result in lower local population AD in the sampled fields (Parsa *et al.* 2011; Vasseur *et al.* 2013; Haenke *et al.* 2014). Conversely, when the amount of suitable habitats decreased in the landscape, the population was concentrated in the few available patches, by a “concentration effect” (Tscharntke *et al.* 2012; Vasseur *et al.* 2013). This latter process may explain the positive effect of the proportions of woodland on *P. cupreus* and of winter cereal (VCG site) and spring crop (Arm site) on *A. dorsalis* AD. However, these effects were not linear, especially for the proportion of semi-natural habitats such as woodland or hedgerow density which had negative effects on *P. cupreus* and *A. dorsalis*, respectively, when present at high proportions in the landscape. These descriptors are more likely to act as barriers to dispersal, impeding individuals to leave or reach the sampled patches.

Non-linear effects of landscape descriptors were observed in this study. This illustrates the importance of taking into account potential non-linear effects and the range of landscape variables before interpreting data. Using only a proportion of the potential range may reduce the chance of detecting an effect of the descriptor and in the presence of non-linear effects, can also lead to

contradictory findings (Eigenbrod *et al.* 2011; Pasher *et al.* 2013). Here, the range of some landscape descriptors varied importantly among sites (*e.g.*, grassland, hedgerows and oilseed rape, *cf.* Table 3.1).

1.4.2. *Spatial and temporal scales of landscape effects on carabid AD*

In our study, the main result was the strong influence of the temporal landscape heterogeneity on carabid AD, being much higher than the spatial heterogeneity alone. This result may explain that some studies did not find any influence of landscape context when considering only its spatial component (*e.g.*, Weibull & Östman 2003; Jeanneret *et al.* 2003; Aviron *et al.* 2005). Previous landscape represents the availability and spatial arrangement of reproductive habitats of the previous generation, and thus the origin and size of the pool of individuals present in the landscape the following year. In spite of its importance, temporal environmental heterogeneity is poorly investigated to explain species dynamics (Wu & Loucks 1995; Burel & Baudry 2005; Wimberly 2006; Vasseur *et al.* 2013). However, in unstable landscapes, patch occupation rate may be independent of spatial connectivity, although patch colonization depends on it (Biedermann 2004). Spatially disconnected patches may thus be connected through temporal stepping stones (*e.g.*, Wimberly 2006), allowing individuals to reach habitat patches.

We found a positive effect of the proportion of oilseed rape in the surrounding landscape during the previous year on carabid AD in the sampled fields. This result was observed in the three agricultural sites, but the scale at which this positive effect acted differed between the sites. In PVS site, the scale of landscape composition influence was much higher than in Arm and VCG sites. Since the three sites differed in their openness and in the overall level of agricultural intensification, we suggest that this result is related to dispersal processes which may be restricted in less intensified landscapes. It is rather intuitive that hedgerows and woodlots could limit carabid dispersal as it is more difficult for such an organism to move from a field plot to another when they are separated by woodland and hedges. This has been already evidenced in other arthropods inhabiting agricultural landscapes (*e.g.*, Mauremooto *et al.* 1995; Wratten *et al.* 2003). Our results also established that landscape descriptors impacted carabid AD at different scales depending on the descriptor. This highlights that multi-scale models can outperform single-scale models (Graf *et al.* 2005; Boscolo & Metzger 2009; Kuhn *et al.* 2011). Dispersal scale is likely to be higher than 1000 m as the scale of influence for some descriptors is likely to exceed 1000 m, such as oilseed rape and spring crops in the previous year in PVS site. This result confirms the assumption suggesting that high inter-field movements allow species maintain in agricultural landscapes. Species are likely to persist when immigration compensates for the reproductive deficit of local sink populations (Ronce 2007), especially in temporally heterogeneous landscapes (Schmidt *et al.* 2000; Vandermeer *et al.* 2010).

1.5. Acknowledgements

We thank Sylvie Ladet and Nicolas Parisey for their useful help in collecting GIS information from VCG and Arm study sites, respectively; all persons involved in data sampling and species identification. We also thank all involved farmers for letting us working on their land. R.M. was funded by a Région Poitou-Charentes and Département des Deux-Sèvres Ph.D. grant. This work is part of the Landscaphid project and was supported by the ANR Systerra program (French National Research agency, ANR-09-STRA-05).

2. The proportions of Agro-Environmental Schemes in the landscape surrounding crops influence carabid diversity

Gaël Caro^a, Ronan Marrec^a, Bertrand Gauffre^{a,b}, Marilyn Roncoroni^{a,b}, Steve Augiron^a, Vincent Bretagnolle^a

^a CEBC, UMR 7372 CNRS – Université de La Rochelle, F-79360 Villiers en Bois, France

^b INRA, USC 1339 CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

Article information

IN PREPARATION

To be submitted to *Basic and Applied Ecology*

The manuscript of this article is to be found in the Annexe B

1. In agroecosystems, to reduce biodiversity loss due to agricultural intensification, the European policy settled Agro-Environmental Schemes (AES). In this study, our aims were to evaluate whether and under which conditions AES can be an efficient tool to promote carabids species richness and activity-density (AD). Two main questions were addressed: (i) Did the AES characteristics influenced carabids? (ii) At which landscape scale did the AES influences carabids?

2. Carabids were sampled during two years (2009 and 2010) in 486 fields distributed in a study area of 430 km² in western France. We constructed a series of models in order to test step-by-step the different local and landscape influences on carabids.

3. Local and landscape scales influenced carabids AD and species richness. However, local context appeared have stronger influences than the landscape scale. We provide evidences that carabid AD and species richness were both positively influenced by AES depending to the practices involved and to the spatial scale considered.

4. AES related to organic farming practices had always a positive influence on carabid diversity whatever the spatial scale considered. Moreover, carabid diversity was positively correlated to the perennial crops involving extensive management, delayed cut or set-aside only at landscape scale (*i.e.*, up to 700 m). Finally, AES representing intermediate changes (for instance a decrease in pesticides and fertilization) or an early change (such as a recent conversion into perennial crop) did not seem to influence carabid diversity.

5. *Synthesis and application:* Results highlighted that increasing the proportion of organic farming at both local and landscape scales and the proportion of perennial crops at a landscape scale (*e.g.*, upper than 700m) benefit to carabid diversity. Consequently, our findings indicated the importance of taking into account simultaneously local context, landscape composition and AES distribution when establishing and evaluating AES.

3. Conclusions

Dans ce chapitre nous nous sommes intéressés à étudier l'influence de paramètres paysagers pouvant affecter la dynamique d'abondance et la distribution des carabiques dominant les terres agricoles de trois contextes régionaux contrastés du point de vue de leur degré d'intensification : du plus bocager au plus intensif, les sites « Armorique » (Bretagne), « Vallées et Coteaux de Gascogne » (Midi-Pyrénées) et « Plaine et Val de Sèvre » (Poitou-Charentes).

Pour les deux espèces que nous avons étudiées, *Anchomenus dorsalis* et *Poecilus cupreus*, nous avons pu mettre en évidence l'influence majeure, à l'échelle paysagère, de l'hétérogénéité temporelle des paysages agricoles liée aux rotations culturales. En effet, parmi les descripteurs paysagers étudiés, la distribution et l'activité-densité des espèces étaient majoritairement expliquées par la variation des proportions des cultures annuelles présentes dans le paysage l'année précédant l'échantillonnage. Notre étude soulève donc l'importance de ne pas étudier seulement l'hétérogénéité spatiale des paysages lorsque l'on s'intéresse à des espèces utilisant majoritairement les parcelles de cultures annuelles pour vivre.

L'importance de la présence de colza dans le paysage pour les espèces étudiées a été confirmée par notre étude. Ce résultat soutient donc l'hypothèse que les espèces se dispersent entre les patches d'habitats à des échelles probablement supérieures à 1000 m. En effet, l'influence de certains descripteurs paysagers, et notamment celle des cultures annuelles du paysage de l'année précédente, était majeure à grande échelle spatiale (1000 m et probablement plus).

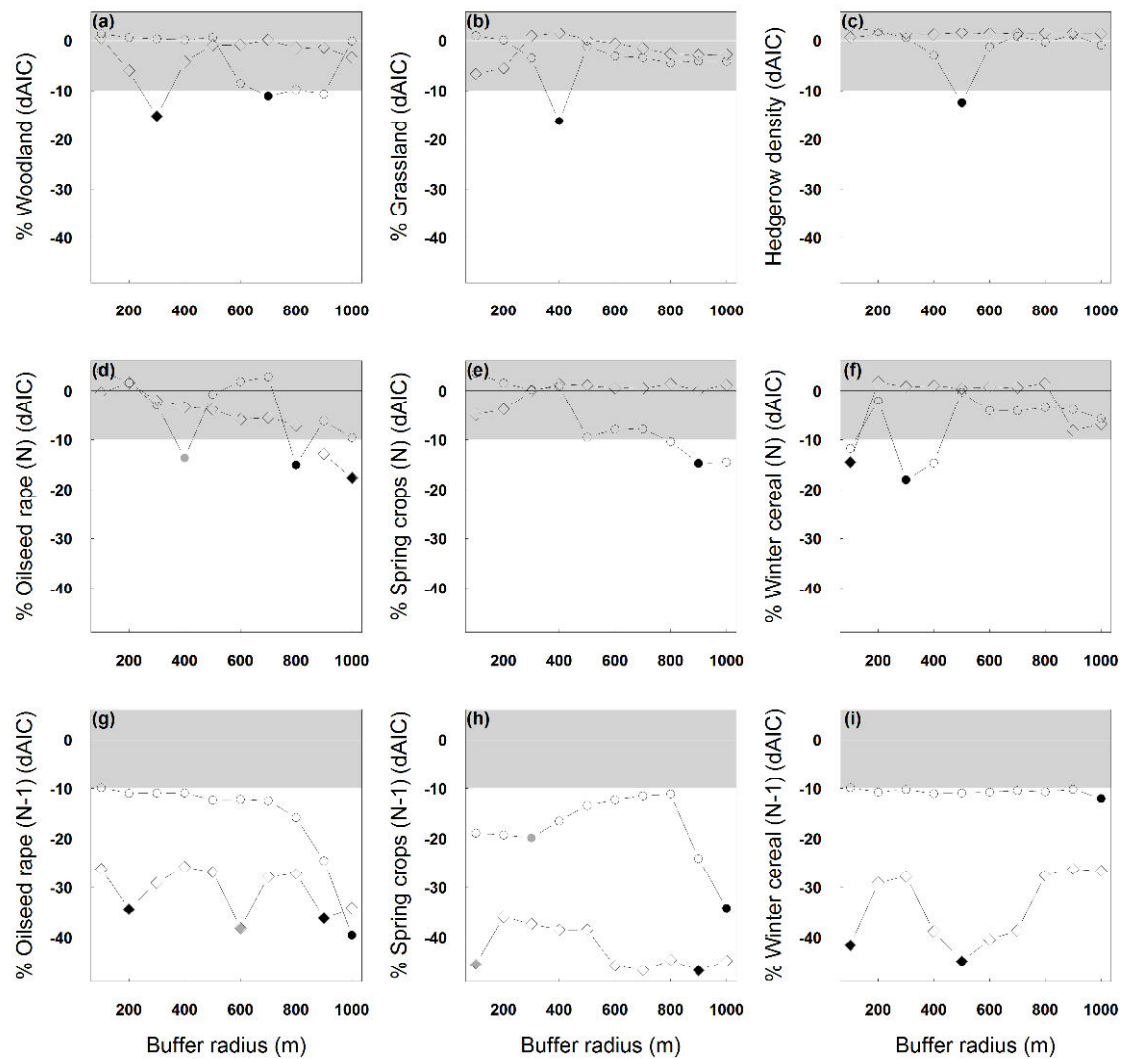
4. Supplementary Material

Supplementary Table 3.A Description of the dataset. Are given for each site the range of the sampling dates (Range) and number of sessions per year (Nb sessions), as well as the number of sampled fields per year and crop type (OSR: oilseed rape; WC: winter cereal).

Year	Range	Nb sessions	OSR	WC
Arm site				
2010	from 6th May to 8th July	9	6	11
2011	from 22nd April to 24th June	5	8	16
2012	-	-	-	-
2013	-	-	-	-
VCG site				
2010	from 26th April to 2nd July	5	-	6
2011	from 22nd April to 17th June	5	6	8
2012	from 29th April to 24th June	5	10	18
2013	-	-	-	-
PVS site				
2010	-	-	-	-
2011	from 2nd May to 21st June	2 or 4	9	10
2012	from 12th April to 28th June	6	8	33
2013	from 7th May to 5th July	2 or 3	9	30

Supplementary Table 3.B Relative abundance (RA) of carabid species accounting for at least 1% of the total abundance in the three study sites, Arm, PVS and VCG. Lines corresponding to the two species considered in this study are shaded in the table.

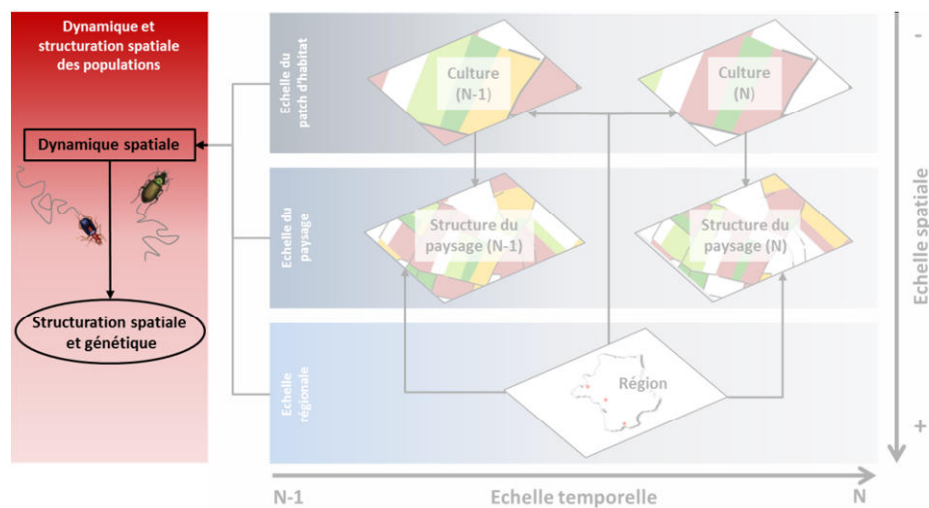
Arm site		VCG site		PVS site	
Species	RA (%)	Species	RA (%)	Species	RA (%)
Poecilus cupreus	41.3	Poecilus cupreus	39.4	Brachinus sclopeta	17.8
Pterostichus melanarius	8.7	Anchomenus dorsalis	14.1	Poecilus cupreus	16.6
Anchomenus dorsalis	7.9	Carabus auratus	11.9	Brachinus crepitans	13.0
Loricera pilicornis	5.5	Carabus cancellatus	6.0	Nebria salina	7.9
Amara similata	4.8	Pterostichus madidus	4.3	Calathus fuscipes	7.5
Metallina lampros	4.4	Brachinus sclopeta	3.8	Anchomenus dorsalis	5.3
Nebria salina	3.3	Pseudoophonus rufipes	3.2	Amara similata	4.3
Pseudoophonus rufipes	2.9	Amara ovata	2.6	Amara consularis	4.3
Ocydromus tetracolum	2.4	Harpalus dimidiatus	2.2	Harpalus dimidiatus	3.4
Agonum muelleri	2.3	Chlaenius chrysocephalus	1.9	Harpalus distinguendus	3.0
Nebria brevicollis	1.7	Brachinus expulso	1.5	Ophonus rufipes	2.5
Trechus gr. quadristriatus	1.1	Nebria brevicollis	1.3	Nebria brevicollis	2.3
		Nebria salina	1.2	Amara apricaria	1.5



Supplementary Figure 3.A Akaike information criterion (AIC) for logistic regressions of *P. cupreus* (diamonds) and *A. dorsalis* (circles) AD with (a-c) semi-natural habitats (woodland, grassland, hedgerow density), (d-i) annual crops (oilseed rape, spring crops and winter cereal), in the current year (d-f) and in the previous year (g-i), at buffer radius (scales) between 100 and 1000 m around sample points. Shaded points indicate scales selected for each landscape descriptor, retained (black) or not (grey) in the final model for each descriptor. The upper grey-shaded area represents the area for which landscape models are not significantly more explicative than the local model (considering a dAIC of ten).

Structuration génétique et spatiale à l'échelle du paysage de *Poecilus cupreus*

4



Le but de ce chapitre est de mettre en évidence les patrons de structuration spatiale et génétique à grande échelle spatiale de *Poecilus cupreus* dans un paysage agricole.

Afin de répondre à cette question nous avons dans un premier temps développé une banque de onze marqueurs microsatellites polymorphes à partir de 96 individus de *P. cupreus*. Les individus ont été prélevés sur trois sites d'études situés dans l'ouest de la France à plus de 300 km les uns des autres : du nord au sud, les sites « Armorique » (Bretagne), « Plaine et Val de Sèvre » (Poitou-Charentes) et « Vallées et Coteaux de Gascogne » (Midi-Pyrénées).

Dans un second temps, nous avons analysé la structuration spatiale et génétique de *P. cupreus* à l'échelle du site « Plaine et Val de Sèvre », d'une surface de 430 km². En utilisant des échantillonnages effectués sur 265 parcelles, nous avons étudié la structuration spatiale des populations en utilisant des semi-variogrammes. La structuration génétique des populations a été réalisée en utilisant 552 individus prélevés dans les parcelles échantillonnées. La structuration génétique a été évaluée pour les mâles et les femelles séparément afin de détecter d'éventuels biais de dispersion entre les sexes.

La première section de ce chapitre fait l'objet d'une note publiée dans le cadre d'un numéro spécial de *European Journal of Entomology* (2014) et est intitulée : « **Isolation and characterization of eleven polymorphic microsatellite markers from the beneficial carabid beetle, *Poecilus cupreus* (Col: Carabidae), and genetic structuring among three populations from western France** ».

La deuxième section de ce chapitre fait l'objet d'un article qui sera prochainement soumis au journal *Basic and Applied Entomology* et est intitulé : « **Spatial and genetic structure of a dominant carabid beetle, *Poecilus cupreus*, in an agricultural landscape** ».

1. Isolation and characterization of eleven polymorphic microsatellite markers from the beneficial carabid beetle, *Poecilus cupreus* (Coleoptera: Carabidae), and genetic structuring among three populations from western France

Ronan Marrec^a, Stéphanie Ruault^a, Cécile Ribout^a, Manuel Plantegenest^b, Bertrand Gauffre^{a,c}

^aCEBC, UMR 7372 CNRS – Université de La Rochelle, F-79360 Villiers en Bois, France

^bIGEPP, UMR 1349 INRA – Agrocampus Ouest, F-35653 Le Rheu, France

^cINRA, USC 1339 CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

Article information

**PUBLISHED IN EUROPEAN
JOURNAL OF ENTOMOLOGY
(2014)**

111(5): 726-729

DOI: 10.14411/eje.2014.084

Accepted: June 30, 2014

Special issue : Proceedings of
the 16th *European
Carabidologists Meeting* (2013,
Prague, Czech Republic)

Poecilus cupreus (L.) (Coleoptera: Carabidae) is a typical polyphagous predator species on arable lands. In this study, 11 polymorphic microsatellite markers were developed from genomic DNA of *P. cupreus*. Genotypes of 87 individuals sampled from three localities of western France were analyzed to characterize the polymorphism at each locus. The number of alleles ranged from 3 to 20. All pairs of loci were in linkage equilibrium. The expected and observed heterozygosities ranged from 0.165 to 0.890 and from 0.103 to 0.926, respectively. From the northern to the southern sites, six, three and six loci showed significant deviations from Hardy-Weinberg equilibrium, respectively. For one locus null alleles were suspected to occur at high frequency in the three populations. A weak genetic differentiation among populations was found, suggesting intense and large scale gene flow coupled with large population size in *P. cupreus*. This set of polymorphic microsatellite loci could be used in future population genetics studies of *P. cupreus*.

Annexe C – R. Marrec, S. Ruault, C. Ribout, M. Plantegenest, B. Gauffre (2014) Isolation and characterization of eleven polymorphic microsatellite markers from the beneficial carabid beetle, *Poecilus cupreus* (Coleoptera: Carabidae), and genetic structuring among three populations from western France. *European Journal of Entomology* **111(5)**: 726-729. DOI: 10.14411/eje.2014.084

1.1. Introduction

Carabid beetles living within agroecosystems are considered as potential natural enemies of many crop pests and may provide important and valuable ecosystem services as predators of a range of arthropods, for example, aphids (Losey & Vaughan 2006). Altogether, the mosaic of habitat patches constituting agricultural landscapes and the crop management practices affect carabid beetle abundance and population dynamics (Holland & Luff 2000). This spatiotemporal heterogeneity of agricultural landscapes makes dispersal crucial for long-term survival of carabid species and for their effectiveness as natural enemies of crop pests. Both depend on their ability to colonize fields from overwintering sites and on movement (both terrestrial and aerial) from one field to another. While many studies have investigated landscape influences on the level of genetic diversity and gene flow in species associated to semi-natural habitats, such as forests (Brouat *et al.* 2003; Keller *et al.* 2005; Matern *et al.* 2009; Lagisz *et al.* 2010; Gaublomme *et al.* 2013) or grasslands (Sander *et al.* 2006a; b), to date, very few studies have sought to address this issue for common species within arable landscapes (but see Marchi *et al.* 2013).

The ground beetle, *Poecilus cupreus* (Linnaeus) (Coleoptera: Carabidae) is a typical polyphagous predator species commonly found inhabiting arable-ecosystems throughout Europe (Jeannel 1942; Langmaack *et al.* 2001). It has developed wings (Bommarco 1998a; Hendrickx *et al.* 2009) but it is more likely to disperse mainly by walking (Wallin 1985; Hendrickx *et al.* 2009); it is also able to run up to 10.6 cm.s⁻¹ at 20°C (Thiele 1977). Its dispersal behavior is largely unknown. Individuals do not show high levels of movements during the spring-summer period (Skuhravy 1957), although field occupancy differs importantly from year to year, suggesting inter-field movements (Holland *et al.* 2005). Ecological studies have consistently demonstrated that individuals are likely to disperse over hundreds of meters, and that landscape composition and configuration together with resource availability may be important drivers of these movements (Firle *et al.* 1998; Westerberg *et al.* 2005). Using landscape genetic approaches, it is hoped to assess how agricultural landscapes influence *P. cupreus* population spatial structuring and dispersal and ultimately, its potential for biological control of crop pests. The present study reports on 11 polymorphic microsatellite markers that may potentially be useful in future investigations of these aspects in this particular important predatory insect.

1.2. Material and methods

P. cupreus was sampled in spring 2011 in three study sites in Western France located in a north-south transect more than 300 km apart: “Armorique” (Arm) (48°36' N, 1°32' W), “Plaine et Val de Sèvre” (PVS) (46°23' N, 0°41' W) and “Vallées et Coteaux de Gascogne” (VCG) (43°17' N, 0°54' E). Individuals were caught using pitfall traps filled with a trapping solution of 50% ethanol during

four-day trapping sessions. Thereafter, beetles were stored in the lab in a 96° ethanol solution until DNA extraction. DNA was extracted from hind leg tissues of 96 *P. cupreus* individuals (Arm, n=32; PVS, n=34; VCG, n=30) using a standard Chelex protocol. Microsatellite library development was based on 12 individuals from the three sites and realized by GenoScreen (Lille, France), involving Roche 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries, as earlier described in Malausa *et al.* (2011). From a total of 357 microsatellite markers sequences, 35 were selected based on the number of repeated motifs and the size of amplified fragments. We designed pairs of primers using the PRIMER DESIGNER 2.0 software (Scientific and Educational Software, Arlington, US-MA). In a first selection step, the amplification quality of the 35 loci was examined on 8 individuals from the PVS study site using agarose gel electrophoresis. PCR amplifications were performed in 10 µL reaction volumes containing 2.5 µL of template DNA, 5 µL of MasterMix (Promega, Fitchburg, US-WI), and 0.5 µL of primer mix (10 µM of forward and reverse primers). PCR amplification was performed using a denaturation step for 10 min at 95 °C, followed by 7 cycles of 30 s at 95 °C, 30 s at 62 °C with a decrease of 1 °C per cycle, 30 s at 72 °C, then by 30 cycles of 30 s at 95 °C, 30 s at 55 °C, 30 s at 72 °C, 8 cycles of 30 s at 95 °C, 30 s at 56 °C, 30 s at 72 °C, and with a final extension step for 6 min at 72 °C. Fourteen loci provided good quality and apparent polymorphic amplification products while the 21 other loci appeared unsuitable due to ambiguous PCR products or failed reactions. In a second step, the forward primer of each of the 14 loci was 5'-end-labelled with a fluorescent dye (FAM, HEX, NED or PET). The type of dye was chosen in order to simultaneously analyze loci of similar allele size and to avoid overlapping between loci with the same dye. The suite of 14 loci was amplified (following the same PCR conditions as above) and sequenced using the 96 individuals originating from the aforementioned three study sites. PCR products were diluted 1:60 before sequencing, and mixed with Formamide and a LIZ 500 size standard included (Applied Biosystems, Carlsbad, US-CA). Fragments were separated using an Applied Biosystems 3730XL DNA Analyzer. Alleles were scored using GENEMAPPER® v 4.0 (Applied Biosystems) and checked manually.

In each population, the number of alleles per locus was recorded and deviation from the Hardy–Weinberg equilibrium (HWE) estimated using the exact test implemented in GENEPOP 4.1 (Rousset 2008), both for each locus and globally. Unbiased expected (H_e , Nei, 1987), observed (H_o) heterozygosity and, to quantify deviation from HWE, the Weir & Cockerham's estimate of F_{IS} (Weir & Cockerham 1984), were also calculated using GENEPOP. We tested genotypic linkage disequilibrium for each pair of loci followed by a false discovery rate correction for multiple tests (FDR, Benjamini & Hochberg 1995) with a nominal confidence level of $P = 0.05$. The presence of null alleles was checked with MICRO-CHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.* 2006) by assessing whether homozygote excess was possibly due to such alleles. FREENA (Chapuis & Estoup 2007) was

used to estimate null allele frequencies for each locus following the Expectation Maximization (EM) algorithm of Dempster *et al.* (1977). Genetic differentiation among populations was tested using G tests with GENEPOP and quantified by calculating pairwise F_{ST} over all loci following Weir & Cockerham (1984) in GENEPOP and using the *ENA* correction method for dataset harboring null alleles implemented in FREENA (Chapuis & Estoup 2007).

Cross-species amplification was tested using the selected primer set in the following beetles: *Anchomenus dorsalis* (Platyninae, Platynini - Pontoppidan, 1763), *Nebria brevicollis* (Nebriinae, Nebriini - Fabricius, 1792), *Nebria salina* (Nebriinae, Nebriini - Fairmaire & Laboulbene, 1854) and *Pterostichus madidus* (Pterostichinae, Pterostichini - Fabricius, 1775). The amplification quality of these loci was examined on eight individuals of each species from the PVS study site using agarose gel electrophoresis.

1.3. Results

Amplification failed for nine individuals due to poor DNA quality upon extraction. Among the 14 loci tested, 11 were found to be polymorphic and have been duly amplified and genotyped (Table 1). These particular loci showed high levels of polymorphism with number of alleles per locus ranging from 3 to 20 (mean = 8.82; Table 1). After FDR correction, no linkage disequilibrium between pairs of loci was found. Mean expected (H_E) and observed (H_O) heterozygosities were 0.63 and 0.50, 0.68 and 0.48, 0.60 and 0.49 in Arm, PVS and VCG, respectively (Table 2). Six loci showed significant deviation from HWE at the Arm study site, three at PVS and four at the VCG site (Table 2). There was a significant overall deficit of heterozygotes within the three populations (HWE $P < 0.0001$) with high global F_{IS} values (0.198, 0.175 and 0.179 in Arm, PVS and VCG, respectively). Null alleles were estimated as present in five, three and three loci at sites Arm, PVS and VCG, respectively (details in Table 2). However, at one locus only (Pcup81), null alleles were suspected to occur at high frequency in all three populations. There was no differences in allelic frequencies between pairs of populations ($P > 0.05$) except between populations at PVS and VCG ($P = 0.027$). Inter-population F_{ST} values were low, ranging from zero to 0.0045 and from zero to 0.0099 when computed using the *ENA* correction method for null alleles (Table 3). Cross-species amplification tests resulted in very low success of amplification in all species tested (data not shown). Hence, the 11 markers presented in this study appear not to be suitable for population genetic studies on other closely related beetle species.

Table 4.1 Characterization of 11 polymorphic microsatellite loci developed for *P. cupreus* and global diversity statistics. Locus name, NCBI SRA Sequence Accession Number (NCBI SRA Acc. No.), forward (F) and reverse (R) primer sequences, number of alleles (N_A), observed heterozygosity (H_O), expected heterozygosity (H_E), uncorrected exact P-value of Hardy-Weinberg equilibrium test (HWE-P) (** < 0.01; *** < 0.001).

Locus	NCBI SRA Acc. No.	Primer sequence (5'-3')	Repeat motif	Allele sizes range	Dye	Sequencing group	Genetic diversity (n = 87)			
							N _A	H _O	H _E	HWE-P
Pcup28	SRR1424710.1	F: ATTGGTGATTGCAGTTGGCT R: AAGGAATCCGGTGCATCG	AC	144-176	VIC	a	18	0.90 7	0.86 9	ns
Pcup40	SRR1424710.2	F: TCTTAACATTAACAGACCAAGATAAC R: CATTCAATCAACAAGACAGACG	AGA	175-184	VIC	a	4	0.31 0	0.46 3	***
Pcup64	SRR1424710.3	F: GTGATTCAATACACCGTCTAGG R: GTCCATAATAAATCGTGAACCTCG	AC	191-199	FAM	b	5	0.19 5	0.49 5	***
Pcup70	SRR1424710.4	F: ATCTCGAGCACCTTGATCGT R: CAACTGCGAAGATGTGGATG	GT	240-244	FAM	b	20	0.65 5	0.66 9	ns
Pcup81	SRR1424710.5	F: TCGATCTCGAGCTTCTCCTG R: AATGCTTATGAGTGACTTATGATTGA	AC	116-126	PET	b	6	0.19 4	0.52 1	***
Pcup85	SRR1424710.6	F: TGTATGCAATAACAGGACGCT R: CACGCTCGGTTCTGTTATCTC	CA	191-205	NED	c	6	0.37 2	0.62 3	***
Pcup86	SRR1424710.7	F: TATATCAACACGAGCGCGAG R: CCAGCGGCTACTTTGATCC	TG	145-189	VIC	c	14	0.75 0	0.81 9	ns
Pcup91	SRR1424710.8	F: AACAAAGGCACGCAGCATC R: AGCGCGGTGTGGTAATGAC	TG	169-181	NED	c	7	0.67 8	0.80 4	**
Pcup99	SRR1424710.9	F: CTACAACCGTGGCGCATC R: GACAATCAGGTAGCTCTACGTGG	CA	154-174	FAM	c	10	0.70 1	0.67 8	ns
Pcup102	SRR1424710.10	F: AGAGTTAGCAACTCGGCCAT R: CCTCTGTGAGTAATTATTCGTTTCG	GAA	177-186	NED	d	4	0.17 4	0.26 3	***
Pcup106	SRR1424710.11	F: TGATGTGAACTAACCTGCTGTTG R: GGAGACGAAGAGTTTCGATATCC	TTG	107-113	PET	d	3	0.47 1	0.47 5	ns

Table 4.2 Diversity statistics of 11 loci for the three populations of *P. cupreus* studied. Locus name, number of alleles (N_A), null allele means frequencies (Null), following Van Oosterhout et al. (2006) (in bold are those explaining significantly HW disequilibrium), observed heterozygosity (H_O), expected heterozygosity (H_E), uncorrected exact P-value of the Hardy-Weinberg equilibrium test (HWE-P) (* < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001). Arm: “Armorique”; PVS: “Plaine et Val de Sèvre”; VCG: “Vallées et Coteaux de Gascogne”.

Locus	Arm (n = 31)						PVS (n = 29)						VCG (n = 27)					
	N _A	Null	H _O	H _E	F _{IS}	HWE-P	N _A	Null	H _O	H _E	F _{IS}	HWE-P	N _A	Null	H _O	H _E	F _{IS}	HWE-P
Pcup28	12	0.301	0.903	0.866	-0.044	ns	15	0.970	0.893	0.890	-0.004	ns	13	0.546	0.926	0.866	-0.071	ns
Pcup40	3	0.162	0.323	0.529	0.395	**	4	0.826	0.276	0.355	0.226	ns	4	0.130	0.333	0.496	0.331	*
Pcup64	3	0.254	0.226	0.514	0.564	***	4	0.351	0.103	0.528	0.807	***	4	0.186	0.259	0.428	0.398	*
Pcup70	15	0.954	0.774	0.783	0.012	ns	11	0.101	0.655	0.582	-0.128	ns	11	0.967	0.519	0.614	0.158	ns
Pcup81	6	0.275	0.214	0.584	0.637	***	5	0.235	0.154	0.399	0.619	***	4	0.262	0.222	0.576	0.621	***
Pcup85	5	0.136	0.419	0.581	0.282	*	4	0.135	0.483	0.673	0.287	**	5	0.301	0.185	0.577	0.684	***
Pcup86	12	0.103	0.807	0.829	0.027	ns	8	0.805	0.667	0.804	0.173	ns	9	0.257	0.769	0.820	0.063	ns
Pcup91	6	0.156	0.516	0.784	0.346	**	7	0.487	0.724	0.807	0.104	ns	6	0.220	0.815	0.805	-0.012	ns
Pcup99	10	0.853	0.807	0.728	-0.110	ns	8	0.400	0.690	0.713	0.033	ns	7	0.100	0.593	0.588	-0.009	ns
Pcup102	4	0.197	0.133	0.301	0.561	***	4	0.879	0.172	0.165	-0.049	ns	3	0.118	0.222	0.324	0.319	ns
Pcup106	3	0.168	0.419	0.420	0.003	ns	3	0.580	0.483	0.503	0.042	ns	3	0.300	0.519	0.511	-0.015	ns

Table 4.3 Pairwise F_{ST} values between the three populations studied; not corrected, below diagonal, and corrected, using the ENA correction method, above diagonal. Arm: “Armorique”; PVS: “Plaine et Val de Sèvre”; VCG: “Vallées et Coteaux de Gascogne”.

	Arm	PVS	VCG
Arm	--	0.010	0
PVS	0.005	--	0.006
VCG	0	0.003	--

1.4. Discussion

In this study, eleven polymorphic microsatellite markers were developed for the carabid beetle, *P. cupreus*. These markers are potentially very useful in studies to elucidate the population genetic structure and gene flow of this beetle in relation to landscape features, more especially in a species for which such information is presently unavailable.

Despite optimization efforts, null alleles were detected at some microsatellite loci tested. Because of the likelihood of underestimating heterozygosity, care should of course be taken when using loci potentially having null alleles in analyses, although methods do allow for their inclusion in several estimators of genetic parameters (*e.g.*, Van Oosterhout *et al.* 2004; Chapuis & Estoup 2007). The weak genetic differentiation among populations separated by distances up to 700 km suggests intense and large scale gene flow coupled with large population size in *P. cupreus*, and certainly, additional populations should be examined to determine the large scale spatial genetic structure of the beetle, although the present results do not impede smaller scale landscape genetic studies for this species. Excess of homozygotes measured in the three study sites might also be a result of inbreeding and local population structure.

The unsuccessful cross-species amplification is not surprising since the markers were only tested on species of other beetle genera, which decreases the chance to success in amplification. In Coleopteran species, even congeneric cross-amplifications often tend to fail (Gaublomme *et al.* 2003; Rutkowski *et al.* 2011; but see Wilson *et al.* 2004; Marcus *et al.* 2013).

1.5. Acknowledgements

We thank Charles Poncet and Lydia Jaffrelo from the INRA Plateforme Gentyane, France (www6.clermont.inra.fr/umr1095/Equipes/Plates-formes-techniques-et-experimentales/Genotypepage-a-haut-debit), for their help; Cécile Ribout and Stéphanie Ruault for their technical collaboration; Nadine Guillon, Lucie Mieuzet and Sabrina Delaunay for their technical assistance; Aude Vialatte for sampling coordination at the VCG study site; and Hugh Loxdale for his helpful editorial suggestions on the manuscript. This work is part of the Landscaphid project and was supported by the ANR

Systerra program (French National Research Agency, ANR-09-STRA-05). Ronan Marrec was supported by a French Région Poitou-Charentes-Département des Deux-Sèvres PhD grant.

2. Spatial and genetic structure of a dominant carabid beetle, *Poecilus cupreus*, in an agricultural landscape

Ronan Marrec^a, Isabelle Badenhauer^{a,b}, Sylvain Piry^c, Isabelle Litrico^d, Aude Vialatte^e, Cécile Ribout^a, Stéphanie Ruault^a, Bertrand Gauffre^{a,b}

^a CEBC, UMR 7372 CNRS – Université de La Rochelle, F-79360 Villiers en Bois, France

^b INRA, USC 1339 CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

^c INRA, UMR Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, Campus International de Baillarguet, F-34988 Montferrier-sur-Lez, France

^d INRA, UR P3F INRA, F-86600 Lusignan, France

^e Université de Toulouse, INPT ENSAT, UMR DYNAFOR 1201, F-31320 Castanet Tolosan, France

Article information

IN PREPARATION

To be submitted to *Basic and Applied Entomology*

Highlights:

- Spatial dependence of *Poecilus cupreus* AD was found up to 650 m.
 - Low level of genetic structure was evidenced with a slight and significant pattern of isolation by distance (IBD).
 - Results suggest male-biased dispersal in *P. cupreus*.
-

2.1. Introduction

Carabid beetles living in agricultural areas could be highly beneficial to agricultural production as natural enemies of crop pests (*e.g.*, Thiele 1977; Kromp 1999). In crops, carabid communities are usually numerically dominated by a few species which are most often generalists (Holland & Luff 2000; Luff 2002). Hence, these beneficial species are of major importance because they have a high potential to ensure biological control at the landscape level. Establishing their spatial structure and dispersal pattern in relation to the landscape structure may help to determine the scale at which ecological management strategies could be conducted.

Carabid species are known to differ significantly in their dispersal abilities; flightless species are considered to be able to move a few hundred meters by walking, while species with good flight capability can move longer distances and are less dependent on dispersal corridors (Thiele 1977). Measuring accurately dispersal in the field remains difficult when studying small species with mostly unknown ecology and large population sizes, like carabid beetles. Direct observations using capture-mark-recapture are spatially limited and rare occurrences of long distance dispersal events can be easily missed (Jopp & Reuter 2005). Conversely, indirect approaches based on spatial distribution and genetic patterns are particularly suitable to infer dispersal patterns in such species. Among ecological processes, dispersal limitation is thought to be the major cause of spatial autocorrelation in animal distribution (Dormann *et al.* 2007). Spatial autocorrelation represents thus an opportunity to obtain relevant information about spatial structure of populations and to infer ecological processes from observed patterns (Palma *et al.* 1999). Genetic methods are integrative and allow for the determination of population structure, genetic variability and effects of landscape structure. Few studies have investigated dispersal patterns and population structure in carabid beetles using spatial autocorrelation methods at the species and landscape levels (Franceschini *et al.* 1997; Judas *et al.* 2002) or genetic tools (*e.g.*, Niehues *et al.* 1996; Desender & Serrano 1999; Desender & Verdyck 2001; Desender *et al.* 2005) especially not in the context of agricultural landscapes (Marchi *et al.* 2013).

In disturbed environments, dispersal is a key factor of population dynamics and evolution, allowing to reach suitable habitats and to ensure a global persistence despite local and recurrent extinctions (Ronce 2007). Therefore, in agricultural landscapes dispersal and colonization are crucial to ensure species persistence and carabid beetles living in agricultural areas are expected to have strong dispersal abilities (*e.g.*, Kromp 1999). Intense dispersal in species associated with the crop matrix would result in a large scale genetic homogeneity (*e.g.*, Gauffre *et al.* 2008). However, because dispersal is limited with distance one should expect genetic variability to be spatially structured with distance in such continuous environments. Hence, isolation by distance (IBD) and spatial autocorrelation in species distributions (Dormann *et al.* 2007) should be expected. However,

agricultural landscapes are not spatially homogeneous. Spatial heterogeneity in landscape structure related to anthropogenic features (such as roads) or to less intensified hedged farmland areas remaining alongside streams and rivers may either restrict or enhance species dispersal, gene flow and the resulting population structure (*e.g.*, Coulon *et al.* 2006; Pérez-Espona *et al.* 2008; Holderegger & Di Giulio 2010).

In this study, we investigated spatial and genetic patterns of a dominant carabid beetle, *Poecilus cupreus* across a 430 km² agricultural landscape in western France. *P. cupreus* is a typical generalist predator in arable lands (*e.g.*, Langmaack *et al.* 2001) and the dominant species in the study area where it represented 45.6% of sampled carabid beetles in 2009. In western France, *P. cupreus* is associated with many crops, and particularly with oilseed rape (Marrec *et al.* 2014a). *P. cupreus* dispersal behavior is unknown and little knowledge is available on its biology. Individuals are macropterous, with well-developed wing muscles (Bommarco 1998b; Hendrickx *et al.* 2009), although they are more likely to disperse by walking (Wallin 1985). Important inter-field movements are likely to occur from summer to winter (*i.e.*, after larval development) in this species as a response to crop rotation and associated agricultural practices (Thomas *et al.* 2002; Marrec *et al.* 2014a). In this study, we applied a geostatistical approach to provide quantitative statements about spatial autocorrelation patterns in its distribution and we used landscape genetic approaches based on ten microsatellites markers to investigate its genetic patterns in relation with landscape structure. We hypothesize that *P. cupreus* dispersal behavior (*i.e.*, its propensity to leave a habitat patch) should be intense in response to the environmental spatiotemporal instability. We predict that spatial autocorrelation in *P. cupreus* distribution in the landscape results mainly from dispersal processes at relatively small scales due to its supposed limited dispersal distances resulting in strong and short range spatial autocorrelation of abundance as well as a genetic pattern of isolation by distance (IBD). In addition, we could expect dispersal and genetic structure to be influenced by heterogeneity in landscape structure as recently evidenced in a grasshopper species (Gauffre *et al.* in prep.). In a mark-recapture study, Thomas *et al.* (2002) revealed that almost no *P. cupreus* crossed the hedgerow indicating that such features were a significant obstacle to population exchange between fields. Hence, we suspect linear landscape elements such as a linear hedged farmland crossing our study area to affect *P. cupreus* effective movements and to potentially reduce gene flow. Consequently, we addressed the following questions: (i) do spatial autocorrelations in abundances and IBD exist in *P. cupreus*, what are their strengths and at which scales do they occur? (ii) Are spatial and genetic patterns related to landscape composition and configuration? Finally, we conducted separate analyses for males and females to investigate sex-specific dispersal patterns. Because the species can be expected to be promiscuous or polygynous and because theory predicts that in such a species males are the more dispersive sex, male-biased dispersal is expected (Lagisz *et al.* 2010).

2.2. Material and methods

2.2.1. Study area

The study was conducted in the LTER Zone-Atelier “Plaine et Val de Sèvre” covering an area of 430 km² in western France (46.23° N, 0.41° W; Fig. 4.1) and dedicated to cereal crop production. Since 1995, land use has been recorded annually for each field and mapped with a geographical information system (ArcGis 9.2 - ESRI Redlands, CA, USA). In 2009, perennial crops (grassland and alfalfa) represented 13.1% of the total area. Annual crops were dominated by winter cereals (42.0% of the total area), sunflower (12.7%) and oilseed rape (12.5%). Other main land uses were urban areas (9.4%) and woodland (3.0%), with other crop types accounting for 17.3% of the land use. The study site is crossed by a motorway built in 1981, a small river, La Guirande, associated with a relictual hedged farmland network (in the middle east side of the study site) that could impact *P. cupreus* gene flow.

2.2.2. *Poecilus cupreus* sampling

P. cupreus spring activity-density (AD) was assessed using surveys conducted in 2009. A total of 265 fields were sampled including winter cereal, alfalfa and grasslands (Fig. 4.1). Survey was performed from 24th May to 25th June, before winter crop harvesting. Sampling was realized once in each field using pitfall traps, the standard method to estimate AD during carabid activity period (Thiele 1977). Three pitfall traps were placed at 10, 10 and 15 m from the field margin and at 10 m from each other. Traps were filled with a 50% preservative solution of ethylene glycol. Pitfall traps were left in place for five trapping-effective days. Individuals were stored in the lab in a 96° ethanol solution. From 1 to 3 individuals of each sex were selected per field (when available) for genetic analyses. This led to a total of 552 individuals originating from 265 fields. The mean coordinates of the three sampling points of each field were attributed to the individuals.

2.2.3. DNA extraction and genotyping

DNA extraction was performed from hind leg tissues using a standard Chelex protocol. A set of 10 polymorphic *P. cupreus*-specific microsatellite markers previously described (Marrec *et al.* 2014b), was used for this study. Microsatellite markers were amplified by PCR in 10 µL reaction volumes containing 2.5 µL of template DNA, 5 µL of MasterMix (Promega, Fitchburg, WI, USA), and 0.5 µL of primer mix (10 µM of forward and reverse primers). The forward primer of each of the 10 loci was 5'-end-labelled with a fluorescent dye (FAM, HEX, NED or PET). The type of dye was chosen in order to simultaneously analyze loci of similar allele size and to avoid overlapping between loci with the same dye. PCR amplification was performed using a denaturation step for 10 min at 95°C,

followed by 7 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 62°C with a decrease of 1°C per cycle, 30 s at 72°C, then by 30 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 55°C, 30 s at 72°C, 8 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 56°C, 30 s at 72°C, and with a final extension step for 6 min at 72°C. PCR products were pooled for sequencing and mixed with Formamide and a LIZ 500 size standard (Applied Biosystems, Carlsbad, CA, USA). Fragments were separated using an Applied Biosystems 3730XL DNA Analyzer. Alleles were scored using GeneMapper® v 4.0 (Applied Biosystems) and checked manually. Due to poor extraction quality and the likely presence of null alleles the proportion of missing genotypes was high (25.3 % on average over all loci), ranging from 8.1 to 38.9 % for Pcup64 and Pcup91 respectively (Table 4.4). We thus excluded individuals for which less than eight loci amplified correctly. This resulted in a total of 318 individuals from 195 fields.

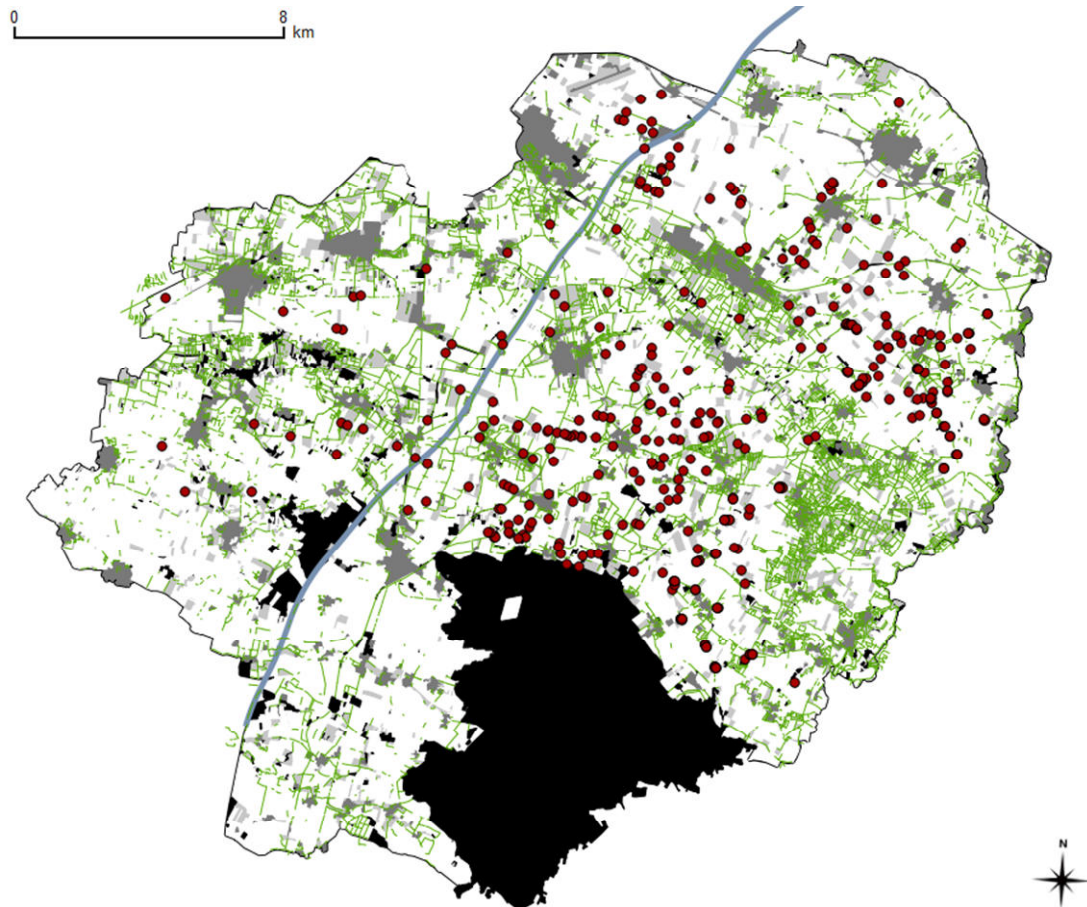


Figure 4.1 Study site of the LTER Zone-Atelier "*Plaine et Val de Sèvre*". Red dots correspond to sampling locations; black areas represent woodland; dark grey areas, urban areas; light grey areas, grasslands (including alfalfa and grassland ss.); white areas, annual crops. The green lines represent the hedgerow network and the blue line, the motorway path.

Table 4.4 Number of allele (A), unbiased expected heterozygosity (He)(Nei 1987), observed heterozygosity (Ho), FIS value and departure from HWE (sign: <0.05* ; <0.01** and <0.001***), assumption of null alleles by Microchecker (Na) and estimated frequency of null alleles (Na freq) following the Expectation Maximization (EM) algorithm of (Dempster *et al.* 1977) computed for each locus and over the 318 individuals that amplified correctly at eight or more loci. The proportion of missing genotypes (% mg) was calculated over the 522 individuals sampled for genetic analyses.

Locus	A	He	Ho	Fis	Na	Na freq	% mg
Pcup106	7	0.46	0.36	0.2***	yes	0.08	8.3
Pcup64	5	0.56	0.44	0.21***	yes	0.07	8.1
Pcup85	8	0.66	0.44	0.33***	yes	0.13	27.5
Pcup28	20	0.87	0.76	0.12***	yes	0.05	18.3
Pcup40	4	0.39	0.26	0.33***	yes	0.11	29.5
Pcup70	31	0.78	0.48	0.38***	yes	0.17	38.5
Pcup91	10	0.79	0.54	0.32***	yes	0.15	38.9
Pcup102	8	0.29	0.17	0.41***	yes	0.13	33.9
Pcup86	18	0.79	0.64	0.19***	yes	0.09	23.2
Pcup99	11	0.73	0.59	0.19***	yes	0.08	27.2

2.2.4. Spatial autocorrelation in AD

We used a geostatistical approach to analyze the spatial structure of *P. cupreus* AD. The semivariogram represents the degree of spatial dependence within a study area. It is calculated by averaging empirical semivariance $\gamma(h)$ for all distance intervals h within a domain (Wackernagel 1995):

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{\alpha=1}^{N(h)} [z(x_{\alpha}) - z(x_{\alpha} + h)]^2, \quad [1]$$

where $z(x_{\alpha})$ is the value of the variable AD located at point x_{α} ; N is the total number of pairs in the domain that are separated by distance h .

The variogram is central to spatial statistics theory for continuous variables (Cressie 1993) and is now widely used in modern spatial ecology (Monestiez *et al.* 2006; Dormann *et al.* 2007; Badenhausser *et al.* 2012). The autocorrelation structure can be modeled by fitting a theoretical variogram model to the empirical variogram. The elementary theoretical variograms suitable for modeling patterns due to a single, stationary spatial process are defined by the following parameters: (i) model family, such as exponential, spherical, or Gaussian; (ii) “nugget variance”, *i.e.*, the variance among adjacent samples; (iii) “range”, or the distance beyond which observations are spatially independent; and (iv) “sill”, the constant variance among spatially uncorrelated samples (Isaaks & Srivastava 1989). Non-stationarity (*i.e.*, due to a lack of spatial trends in the mean and/or variance of the data, or when the autocorrelation structure depends on direction) is a critical issue when using a variographic approach in ecological studies (Rossi *et al.* 1992). Moreover, *P. cupreus*

AD can vary with the type of sampled crop and according to the sampling date (Marrec *et al.* 2014a). Several procedures can be used to correct non-stationarity (Rossi *et al.* 1992; Wackernagel 1995; Dormann *et al.* 2007) and to remove any trend in the data because of effects of external variables (crop type and sampling date). In this study we used a generalized additive model (GAM) approach that models spatial trends in *P. cupreus* log-ADs by constructing flexible smooth terms of the spatial coordinates (Dormann *et al.* 2007). In addition, to remove the large scale spatial trends, the models included the type of crop (classified as winter cereal, alfalfa or grassland) and the sampling date:

$$P. cupreus \text{ AD} \sim s(\text{latitude}, \text{longitude}, k = 5) + \text{Crop} + sJD, \quad [2]$$

where k is the dimension of the basis used to represent the smooth term, *i.e.*, the maximum number of degrees of freedom for the spatial trend. It was set to five, which we found to be a good trade-off for allowing sufficient flexibility in capturing broad trends in our study area although ensuring that only large scale trends were modeled; *Crop* is the sampled crop type and *sJD* is the Julian date scaled with mean = 0. The AD of *P. cupreus* was log-transformed + 0.1. We used the mean AD per field plot as input variable.

All further geostatistical analyses were carried out on the GAM residuals. After examination of the empirical variogram a spherical model was chosen to model the variogram because this function fitted the data satisfactorily and its parameters are straightforward to interpret. Following (Maestre *et al.* 2005), the parameters were estimated by minimizing the mean squared error between the variogram model and the sample variogram data weighted by the number of pairs per distance interval, whose minimum was set to 30. The range, nugget (C_0) and sill (C) of the fitted variogram were calculated. The ratio C_0/C was calculated to indicate the strength of spatial autocorrelation in the data (Ji *et al.* 2007). The smaller this ratio is, the more autocorrelated the data tend to be at short range. In the case of a constant model (pure nugget effect) this ratio is 1. Analyses were conducted in R 3.0.2 (R Development Core Team 2013). MgcV package (Wood 2006) was used for GAM analysis and variograms were computed and fitted using functions from the geoR 1.7-4 package (Ribeiro & Diggle 2001).

2.2.5. Genetic analyses

On the 318 individuals that amplified correctly at eight or more loci, we calculated the number of alleles per locus and tested for deviation from Hardy-Weinberg Equilibrium (HWE) using the exact test implemented in GENEPOP 4.1 (Rousset 2008) for each locus and globally (Table 4.4). Unbiased expected (H_e , Nei 1987), observed (H_o) heterozygosities and, to quantify deviation from HWE, the Weir & Cockerham's estimate of F_{IS} (Weir & Cockerham 1984) were also calculated using GENEPOP.

We tested genotypic linkage disequilibrium (LD) for each pair of loci followed by a false discovery rate correction for multiple tests (FDR, Benjamini & Hochberg 1995) with a nominal level of 5%.

We first tested for the presence of null alleles by assessing whether heterozygote deficits and high frequency of missing genotypes may be due to null alleles with MICROCHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.* 2004). We used FREE NA (Chapuis & Estoup 2007) to estimate null alleles frequencies for each locus following the Expectation Maximization (EM) algorithm of Dempster *et al.* (1977). In our data, null alleles were suspected to occur at all ten loci. Hence, we took the problem of null alleles into account in our analyses of genetic population structure as described below.

Assessing genetic structure using clustering analysis. We aimed at inferring the number of genetic clusters using the Bayesian assignment approach implemented in GENELAND 3.2.4 (Guillot *et al.* 2005b). Unlike the TESS (Francois *et al.* 2006) and STRUCTURE (Pritchard *et al.* 2000) software packages, GENELAND allows to integrate (i) null alleles at microsatellite loci (Guillot *et al.* 2008), (ii) spatial organization information for genotyped individuals (Guillot *et al.* 2005a), and (iii) a correlation of alleles frequencies across populations (Guillot 2008) into the modeling and inference process. This allows an increase in the accuracy of inferences for datasets harboring null alleles (as in our dataset) and when low levels of differentiation are expected, as in the case of fine scale studies such as ours. We thus used the correlated allele frequency model, included the presence of null alleles in the parameterization of the model and long MCMC runs to ensure convergence of the chain (Guillot *et al.* 2005a; b). Ten independent runs with 1 000 000 MCMC iterations (thinning = 100) were performed allowing K to vary from 1 to 10. The potential error for spatial coordinates was fixed at 50 m. K was inferred from the modal value of the run with the highest likelihood. The β -prior distribution included in the estimation of the drift coefficient was set to the default value ($\beta(2,20)$) corresponding to a medium-sized differentiation. However, because the inference of K using the model of correlated allele frequencies is sensitive to the choice of the β -distribution parameters (Guillot 2008) we also carried out inferences with two others settings for the β -distribution: $\beta(1,1)$ (uninformative) and $\beta(1,100)$ (low differentiation) (Guillot 2008).

Assessing the scale of genetic differentiation. We then determined whether dispersal was limited by distance by testing the correlation between the pairwise genetic distances (a_r , Rousset 2000) and the logarithm of the geographical distance using GENEPOP (Rousset 2008). Under IBD and in a two dimensional model, a linear relationship is expected between these two variables and should hold best at distances between σ (mean parent–offspring dispersal distance) and 10 to $15 \times \sigma$ (Rousset 2000). Without an *a priori* knowledge about σ for *P. cupreus*, we chose to define a minimal distance of 50 m, thereby excluding pairs from the same field plot.

Assessing sex biased dispersal. Sex-specific spatial pattern of genetic variation was investigated using spatial autocorrelation analyses which assess the genetic similarity between pairs of individuals at different distance classes, thus providing results on the scale at which spatial patterns occur. Using SPAGeDi 1.4 (Hardy & Vekemans 2002), we computed the pairwise relationship coefficient (QG) among males and females separately. This coefficient was originally presented as a relatedness coefficient by Queller & Goodnight (1989). Thus, positive values reflect genetic similarity while negative values reflect genetic differentiation. Allelic frequencies calculated over the whole dataset were used as references. Analysis was based on 1-km distance classes with the first distance class (0 m) including only individuals caught in the same field. For each distance class significant deviation of spatial autocorrelation from the random distribution of genotypes was tested by 10 000 random permutations of individuals (for the intra-field plot class) and individual locations (for the others distance classes). Although distance and rate of dispersal influence the shape of the correlogram, it is difficult to directly translate spatial autocorrelation diagrams into dispersal patterns. However, the correlogram should flatten out at the scale where dispersal is not connecting individuals.

Visualizing genetic structure in relation to landscape. We finally applied the CRAPI (Cartographic Representation of Averaged Pairwise Information) method (Piry *et al.* in prep.), which produces visual representations summarizing geographical variations in pairwise metrics. The method is totally free from assumptions and thus well suited for spatial genetics where exploratory analyses are especially lacking (Jombart *et al.* 2010). The method is based on a spatial grid encompassing the study area and on the construction of a network in which all pairs of georeferenced samples included in the dataset are connected by ellipses. Each cell of the grid receives an attribute corresponding to the weighted mean of all ellipses intercepting its geographical extent (Piry *et al.* in prep.). This weighting procedure put down long distance effects as long ellipses participate far less than short ellipses to the computation of within-cell values. Ellipses with 0.975 eccentricity (*i.e.*, shape parameter) and 10 m error-radius on sample geographic coordinates were computed for pairs of individuals separated by at least 50 m and mapped on a spatial grid constituted of 5000 hexagonal cells. Cells for which the quantile of the sum of the ellipse weights was less than 20% were discarded. In order to identify cell aggregates with extreme values, three randomized datasets were built where individual were permuted among geographic locations to randomize the spatial structure. Significant heterogeneous and homogeneous cell aggregates were identified using a 1 km-radius moving-window (centred on each cell) and used to rank the real dataset to the values computed from the three permuted datasets. A 95% threshold was used to identify cells with significant lowest and highest values. The CRAPI analysis was performed on the whole dataset and on males and females separately using Rousset a_r as the pairwise metric.

2.3. Results

2.3.1. Spatial autocorrelation in *P. cupreus* AD

Mean *P. cupreus* AD per trap and field ranged from 0 to 92.33 individuals and was on average 7.11 ± 0.70 (SE). Euclidian distance between trapping fields ranged from 5.3 to 24478.8 meters. GAM analysis explained 31.3% of the deviance ($n = 265$). Crop type (winter cereals, alfalfa and grasslands) had a significant effect ($P < 0.001$) on *P. cupreus* AD which was the lowest in grasslands compared with alfalfa and winter cereals. Significant large scale trend over the study site was detected for *P. cupreus* (GAM analysis: P (smooth term) = 0.006). *P. cupreus* ADs were spatially correlated up to 650 m and then were independent regardless of scale (Fig. 4.2). The normalized expression C_0/C provided a relative measure of structural versus nugget variance. Observed value of 0.55 indicated mainly nugget variance, *i.e.*, that the spatial autocorrelation was not a major source of structural variance, more due to noise over a short range.

2.3.2. Microsatellite characteristics

Genotypic data revealed heterogeneous levels of genetic diversity among the ten microsatellite loci (Table 4.4). The number of alleles per locus ranged between four and 31. Expected heterozygosity (H_e) for each locus ranged from 0.3 to 0.9, with an average value of 0.47 for all loci. Observed heterozygosity (H_o) ranged from 0.2 to 0.8, with an average value of 0.63 for all loci. There was a significant overall heterozygosity deficit in the total sample ($P < 0.001$) with a high (0.26) and significant global F_{IS} value ($P < 0.001$) that could be related to the presence of null alleles as well as to some spatial structure in our data. Hence, estimated frequency of null alleles ranged from 0.05 to 0.17 for Pcup28 and Pcup70 respectively (Table 4.4). After FDR correction, there was no significant LD among pairs of loci.

2.3.3. Genetic structure

Whatever the set of differentiation prior, the correlated allele frequencies model implemented in GENELAND inferred a single genetic cluster (details not show). We found a significant pattern of IBD among individuals in the study area (Mantel test, $P = 0.0004$, Fig. 4.3). Genetic differentiation among individuals was substantial (mean $a_r = 0.35$), and increased with increasing geographical distance with a slope value set to 0.009. In line with the results from the GENELAND analysis CRAPI did not identify any barrier to gene flow (Fig. 4.5c).

2.3.4. Sex biased dispersal

Relatedness between individuals decreased with increasing geographic distance whatever the sex considered (Fig. 4.4). However, behind this general pattern, the mean level relationship coefficient between females at very short distances (*i.e.*, field scale) was substantially greater than for males (0.048 *vs.* -0.013), though not significantly (Wilcoxon test, $P = 0.26$). Then relatedness among females rapidly decreased to negative values and remained stable over distance classes while relatedness among males did not show particular trend with distance and remained always over zero. Hence, average relatedness (over all distance classes) was significantly higher among males than among females (Wilcoxon test, $P < 0.001$). CRAPI analysis confirmed this result with higher levels of genetic differentiation among females than among males (Fig. 4.5a-b).

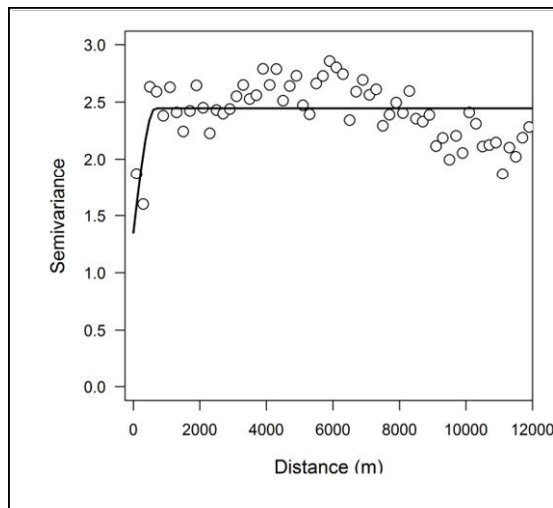


Figure 4.2 Standard empirical (empty dots) and fitted (black line) variogram computed on GAM residuals for *P. cupreus*.

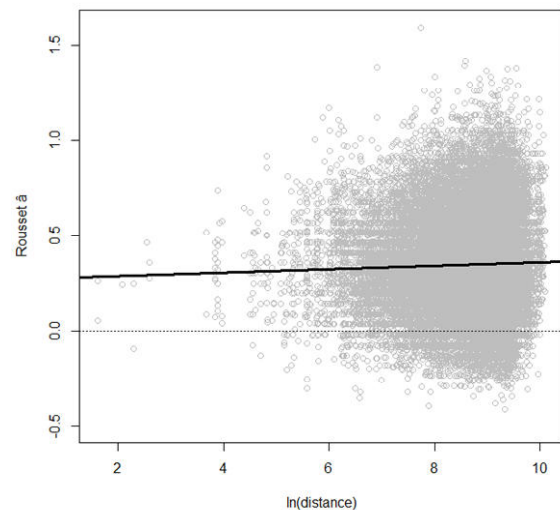


Figure 4.3 Genetic differentiation in *P. cupreus*. This figure shows pairwise genetic differentiation (α_r , Rousset 2000) between individuals against logarithm of distance ($\ln(\text{distance})$). All points for pairs of individuals from different fields are shown, as well as the regression line, $\alpha_r = 0.27 + 0.009 \ln(\text{distance})$, computed from points at distances $> 50\text{m}$.

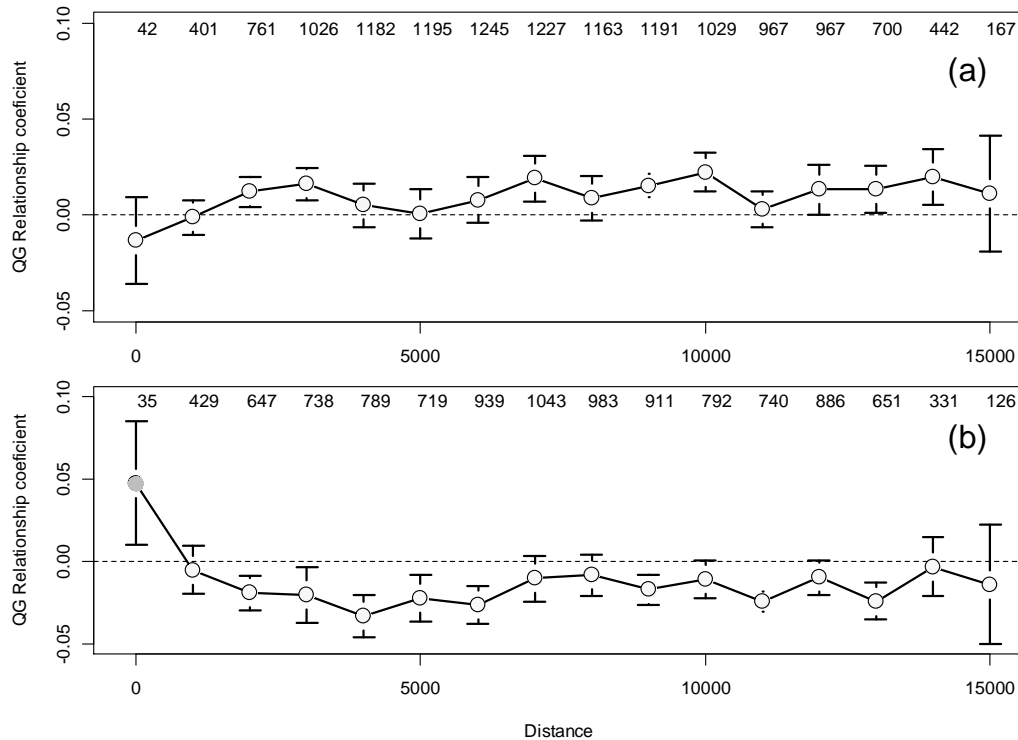


Figure 4.4 Spatial autocorrelation analyses of QG pairwise relationship coefficient. Correlograms are presented for males (a) and females (b). SE computed by bootstrapping over loci is plotted for each coefficient. Coefficients were computed for 16 distance classes (in meters) and the first distance class (0 m) represents pairwise comparisons between individuals from the same field. Grey dot indicate distance class for which the observed value departed marginally significantly from the mean permuted value ($0.05 < P < 0.1$).

2.4. Discussion

In our study, we used spatial and genetic analyzes to investigate *P. cupreus* dispersal in an agricultural landscape. Spatial analysis revealed spatial trends of *P. cupreus* AD over the 430 km² study site and spatial autocorrelation at intermediate scales. As expected, low levels of genetic population structuring were detected likely due to high dispersal rates. Results also suggest male-biased dispersal, as predicted from the species biology and previously evidenced in another carabid species (Lagisz *et al.* 2010).

2.4.1. Spatial autocorrelation patterns

The GAM and geostatistical analyzes we conducted provided a description of the spatial patterns of *P. cupreus* AD. First, the high percentage of deviance explained by the spatial term in GAM model indicated strong large scale trends over the study site. Such result has never been mentioned for *P. cupreus* or for other carabid species at such a spatial scale. Second, fitted variogram revealed spatial autocorrelation in *P. cupreus* AD. The strength of autocorrelation at small scale, estimated by the expression C_0/C derived from fitted variogram model was unexpectedly weak. An explanation could

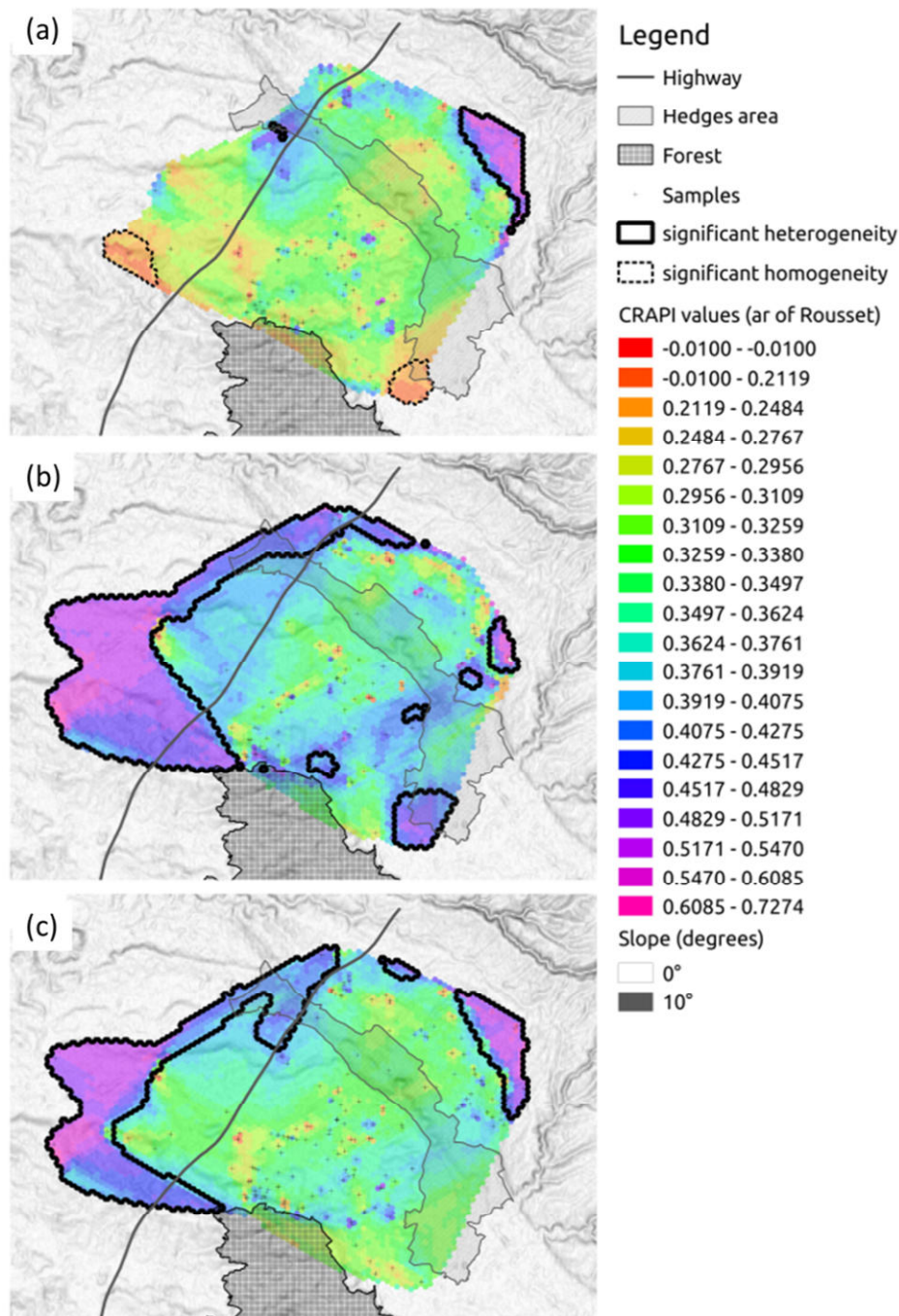


Figure 4.5 CRAPI graphical output from *P. cupreus* based on genetic distances (a_r , Rousset 2000) computed between all pairs of males (a) females (b) and samples (c). Each cell of the grid contains the weighted mean of a_r values from the ellipses intercepting the cell; the weight being defined as the inverse of ellipse's area. Poorly supported cells (sum of weights quantile < 20%) have been discarded. For homogeneous and heterogeneous areas detection, the CRAPI analysis was applied on 10 randomized datasets obtained by permuting samples locations. For both non-permuted and permuted grids, a moving window (radius=1km) was centered on each cell; the values of the cells belonging to the window were then averaged and stored within the central cell. Window-averaged values from the non-permuted data were ranked against the values resulting from the ten permuted datasets. This ranking allowed to identify the cells of the non-permuted data set that belonged to the two tails of the randomized distribution (threshold=5%).

be that there were not enough close pairs of samples in the study area to detect autocorrelation at short distances. Another explanation could be that investment in dispersal-related traits was higher than expected (Tscharntke & Brandl 2004) and that *P. cupreus* exhibited higher dispersal abilities and/or behaviour (Ronce 2007). Lastly, *P. cupreus* may be more sensitive to farming practices occurring within fields than to variables which affect the landscape at small scales, leading to independent *P. cupreus* AD in nearby fields. Sample variogram indicated that *P. cupreus* AD were spatially correlated over ranges of 650 m. The landscape level at which carabid distribution was analysed in our study is intermediate between local and regional scales. Very few studies approached carabid distribution patterns and most of them characterize small-scale distribution (*e.g.*, Franceschini *et al.* 1997). Judas *et al.* (2002) used Moran's index to identify twelve carabid species aggregations in a 4 km² area within a landscape of continuous beech forest. This study detected overall spatial autocorrelation in most species, and indicated patch sizes of 0.8-1.2 km extent for all species. These results are difficult to compare with our results since they were obtained in a forest landscape for other carabid species than *P. cupreus*. In the context of agricultural landscapes, *P. cupreus* spatial patterns differed from those established for grasshopper communities (Badenhausser *et al.* 2012) and for the common vole *Microtus arvalis* Pallas (Gauffre 2009) in the same study area in 2009. These taxa exhibited also weak spatial autocorrelations at small scales but higher ranges of spatial autocorrelation and weak large scale spatial trends were observed. These results suggest that species persistence in these landscapes does not imply some general characterization in species distribution.

2.4.2. Genetic analyses

Among the 552 genotyped individuals, only 318 individuals amplified correctly at eight or more loci. This amplification rate is particularly low. For most of unamplified individuals, this result was not linked with low DNA concentrations. Individuals were caught in an ethylene glycol solution, but this solution was found to preserve correctly DNA after short and long-term storage (Dillon *et al.* 1996). However, ethylene glycol has been shown to decrease migration during gel electrophoresis when added as a solvent in the gel composition (Ganguly *et al.* 1993). Authors argued that ethylene glycol is likely to amplify the risk of bends in the double helix, impeding migration, but probably also PCR DNA amplification. In this study we used the standard Chelex protocol for DNA extraction. Contrary to some other protocols such as the Qiagen DNA extraction protocol, no purification steps are included to remove any traces of solvent in the Chelex protocol. Consequently, a cleaner DNA extraction protocol than Chelex should be more suited for DNA amplification when ethylene glycol is used to catch and/or store individuals.

In this study we found a significant pattern of IBD among individuals across the study area but no barrier to gene flow was evidenced. Previous studies were also interested in characterizing genetic

structure of carabid populations in relation with landscape structure. In carabid species, the level of genetic differentiation is generally associated with species dispersal power (e.g., Desender *et al.* 2000; Keller *et al.* 2004). Nevertheless, the degree of habitat generalism may also vary among species and explain differences in genetic patterns (Brouat *et al.* 2003; Desender *et al.* 2005). Some species use particular habitat types to disperse, and in particular semi-natural corridors and extensively managed crops, whose the proportion in the landscape may affect importantly dispersal success and genetic structuration (Sander *et al.* 2006a; b; Drees *et al.* 2011; Marchi *et al.* 2013). *P. cupreus* has been shown to be a habitat generalist and likely prone to move efficiently among habitat patches in response to cultural practices and crop rotations (Marrec *et al.* 2014a), which is in accordance with genetic pattern observed in our study. Gene flow and genetic variability can be affected in some species by the presence of unsuitable landscape features or habitat fragmentation, acting as barriers at the landscape level and impeding individual dispersal. In carabid beetles, such genetic structuration is observed in flightless species (Keller & Largiader 2003) and in habitat specialists with low dispersal power, such as some *Carabus* forest specialists (Brouat *et al.* 2003). *P. cupreus* individuals are macropterous, with well-developed wing muscles (Bommarco 1998b; Hendrickx *et al.* 2009), but are supposed to disperse mainly by walking (Wallin 1985; Hendrickx *et al.* 2009). Both genetic and spatial patterns obtained in this study suggest that *P. cupreus* has good dispersal power suggesting that individuals may use flight to disperse, although widespread species with a presumed low dispersal capacity may exhibit high levels of genetic exchange at large spatial scales (e.g., *Carabus auratus* – Sander *et al.* 2006b). However, no study has yet been interested in studying in the field flight use for *P. cupreus* dispersal.

We found evidence for male-biased dispersal in *P. cupreus* involving higher level of genetic differentiation in females than in males at the scale of the 430 km² study area. To our knowledge, only one previous study (Lagisz *et al.* 2010) evidenced sex-biased dispersal in carabid beetles. Overall, there is still little known about sex-biased dispersal in taxa other than vertebrates. Either because authors are not interested in identifying such pattern, or because they do not report whether they tested for differences in dispersal between the sexes. The evolution of sex-biased dispersal is influenced by several factors. These include mating system, sex ratio, costs of dispersal, local competition for mates and resources, inbreeding avoidance, habitat persistence and dispersal timing (Gandon 1999; Perrin & Mazalov 2000; Hirota 2004). Most theoretical studies agree, however, that in polygynous or promiscuous species, males are predicted to be the more dispersive sex. In fact, dispersal tends to be male-biased in mammals (mostly polygynous) and female-biased in birds (mostly monogamous) (Greenwood 1980). Several studies evidenced sex-biased movements or dispersal in arthropods, including for instance butterflies (Niitepõld *et al.* 2011; Kallioniemi *et al.* 2014), ants (Sundström *et*

al. 2003; Barth *et al.* 2013; Soare *et al.* 2014), dragonflies (Damm & Hadrys 2012), damselflies (Beirinckx *et al.* 2006) haplodiploid Hymenopteran species (Johnstone *et al.* 2012).

Discussion générale

5

Ce travail de thèse avait pour but de déterminer les facteurs structurant les populations d'espèces de carabiques dominant les paysages agricoles et d'identifier des stratégies d'histoires de vie leur permettant de faire face efficacement à l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'environnement. D'un point de vue appliqué, ce travail devait contribuer à la détermination d'échelles de gestion des paysages et des cultures afin de promouvoir les services de régulation rendus par les carabiques. L'originalité de cette démarche a été d'adresser ces questions à l'échelle des populations plutôt qu'à celle des communautés, généralement traitée dans la littérature. Cette approche populationnelle nous est apparue d'autant plus pertinente dans le cadre des communautés de carabiques des agroécosystèmes qui sont dominées par quelques espèces seulement.

Partant du constat que les agroécosystèmes sont des environnements particulièrement instables, du fait des pratiques et des rotations culturales, nous nous sommes essentiellement intéressés à l'influence de la dynamique des habitats sur les dynamiques de distribution et d'abondance et la dispersion des populations de carabiques dominants. Notre étude a abouti à trois résultats majeurs : (i) la dynamique spatiale des espèces de carabiques étudiées est fortement influencée par les types d'habitats et leur instabilité temporelle à différentes échelles spatiales, (ii) la dispersion et les mouvements entre parcelles sont des conditions importantes du succès de ces espèces dans les paysages agricoles et (iii), du fait de la grande taille des populations et d'une dispersion efficace importante, la structuration spatiale et génétique des populations restent faible à l'échelle des paysages agricoles.

La première partie de cette discussion présente une synthèse des résultats obtenus au cours de cette thèse sur l'influence de l'hétérogénéité spatiotemporelle de l'environnement sur les dynamiques spatiales de populations de carabiques dominant les paysages agricoles. Un focus particulier sera apporté dans une deuxième partie sur la dispersion. Limites et perspectives à notre travail seront proposées dans ces deux parties. Dans une dernière partie, nous évoquerons l'intérêt appliqué de nos résultats pour la gestion des paysages agricoles en vue d'améliorer les services écosystémiques et développer des solutions agroécologiques.

1. Dynamiques spatiales de l'abondance et de la distribution d'espèces dominantes de coléoptères carabiques dans les agroécosystèmes

Dans les chapitres 2 et 3 de cette thèse nous avons cherché à comprendre comment les caractéristiques environnementales des agroécosystèmes pouvaient affecter les dynamiques de distribution et d'abondance des coléoptères carabiques. Pour répondre à cet objectif nous avons mené des analyses à plusieurs échelles spatiales. La principale originalité de cette étude est d'avoir concentrés nos questionnements sur l'influence (i) du type d'habitat, (ii) des systèmes de culture associés et (iii) de l'hétérogénéité temporelle des habitats cultivés liée aux rotations, et cela à des échelles spatiales allant de la parcelle au paysage.

1.1. Influence du type d'habitat et des systèmes de culture associés

1.1.1. Effet du type d'habitat

La question de l'influence du type de culture sur les carabiques a rarement été posée directement, mais a jusqu'à présent plutôt été utilisée comme un élément de discussion dans les études (*e.g.*, Heydemann 1955; Thomas *et al.* 2001; Holland *et al.* 2005; Eyre *et al.* 2013). La plupart de ces études sont en effet basées sur l'échantillonnage de quelques parcelles, sur une faible étendue spatiale et sur peu d'années, ne permettant pas de surmonter les incertitudes générées par la distribution très hétérogène des carabiques au sein et entre les parcelles et entre les années (*e.g.*, Holland & Luff 2000; Holland & Reynolds 2003). Notre étude au contraire est basée sur un échantillonnage d'un grand nombre de parcelles sur plusieurs années, nous ayant permis de montrer que les espèces, même très abondantes et en apparence très généralistes, présentent des préférences d'habitats parfois très marquées, variant entre les régions et les saisons. Des études réalisées à l'échelle de quelques parcelles ont suggéré que le type de culture est un facteur déterminant de la répartition des carabiques et de leur dynamique spatiale (Thomas *et al.* 2002; Holland *et al.* 2005). Un certain nombre de paramètres biotiques et abiotiques des patches sont affectés par la culture implantée, comme la disponibilité en proies, le couvert végétal et les conditions microclimatiques (*e.g.*, Thiele 1977; Irmeler 2003). D'autre part, l'adéquation de la phénologie des cultures et des pratiques avec le cycle biologique des carabiques sont des paramètres clés de la sélection des habitats par les espèces et de leur survie (Thiele 1977; Holland & Luff 2000).

Conditions microclimatiques. Le colza est la seule culture étudiée fournissant des conditions microclimatiques particulièrement humides, même en été, les graines tombées au sol pendant la moisson germant rapidement entre les chaumes. Les fauches successives affectant les luzernes et prairies font que ces conditions humides ne se maintiennent pas toute l'année dans les parcelles. *A. dorsalis* et *B. sclopeta* sont des espèces hygrophiles, tandis que *P. cupreus* est plutôt eurytope⁷ (Pilon *et al.* 2013), ce qui peut expliquer la présence importante d'*A. dorsalis* et *B. sclopeta* dans le colza (et les luzernes). De plus, du fait des racines importantes et de l'hygrométrie élevée, les sols des parcelles de colza restent meubles toute l'année, contrairement aux cultures pérennes et aux céréales. Etant donné que *P. cupreus* hiverne principalement au sein des parcelles cultivées, sous la surface du sol (Thiele 1977), ce paramètre est sans doute important pour le succès de l'hivernation de cette espèce (Giglio *et al.* 2003).

Ressources alimentaires. La condition nutritionnelle, le taux de fécondité et l'abondance des individus sont supposés être les plus élevés dans les habitats fournissant une plus grande quantité de

⁷ Se dit des espèces vivant dans des biotopes très différents.

proies (e.g., Zangger *et al.* 1994; Bommarco 1998a; Barone & Frank 2003; Haschek *et al.* 2012). Le colza fournit, jusqu'à sa moisson l'été suivant son implantation, une quantité importante de ressources animales et végétales, attractives pour les carabiques (e.g., Zaller *et al.* 2009). Le colza est en effet une culture qui abrite une quantité très importante de bioagresseurs potentiels, la mettant d'ailleurs au 2^{ème} rang des cultures subissant le plus de traitements phytosanitaires après la pomme de terre (Champeaux 2006). Dans le cas particulier de *B. sclopeta*, la densité d'hôtes potentiels comme les carabiques *Amara* (Saska & Honek 2004) ou certains ravageurs coléoptères du colza doit être un facteur clé de sélection d'habitat. Après la moisson, les chaumes de colza fournissent encore de grandes quantités de nourriture, notamment via les graines de colza tombées au sol. A l'inverse des cultures d'hiver, les parcelles de cultures de printemps ne fournissent pas de ressources avant l'été. Les éléments semi-naturels sont souvent supposés fournir de meilleures ressources que les cultures annuelles, même pour *P. cupreus* (e.g., Zangger *et al.* 1994; Barone & Frank 2003). Etant une espèce généraliste d'habitat et de ressources, il est possible que la qualité du sol (Giglio *et al.* 2003) et sa profondeur (résultats non montrés) soient parmi les critères les plus importants.

Le calendrier des pratiques et la phénologie des cultures affectent de manière importante le microclimat et la disponibilité en ressources pour les espèces. La correspondance entre ces paramètres et le cycle de vie des espèces (Thiele 1977; Holland & Luff 2000 – Figs. 1.2 et 2.1) peut expliquer le fait que les espèces hivernant sous forme adulte tendent à préférer les cultures d'hiver aux cultures de printemps (e.g., Holland 2002). Dans le cas des cultures de printemps, le faible nombre de captures en début de saison peut s'expliquer (i) par l'implantation tardive de la culture et (ii) par les pratiques culturales printanières, entraînant le départ des individus y ayant hiverné. En été, un nombre important de *P. cupreus* et d'*A. dorsalis* sont capturés dans le tournesol (chapitre 1, §2, et Annexe D), période où le couvert végétal est important, et donc peut fournir un microclimat et une densité de proies favorables.

Les céréales d'hiver ne sont généralement pas autant occupées que le colza durant l'hivernation par les espèces de carabiques que nous avons étudiées. Ce résultat pourrait s'expliquer par un semis plus précoce du colza (e.g., Shrestha & Parajulee 2010). Ainsi, lors de la période de colonisation des sites d'hivernation, les céréales d'hiver sont moins favorables que le colza ou pas encore disponibles. Cette explication permet de comprendre un résultat surprenant de notre étude (chapitre 3) qui indique que *P. cupreus* et *A. dorsalis* sont très abondants dans les parcelles de céréales d'hiver (autant que dans le colza) sur le site « Armorique » (Arm). Sur les sites « Plaine et Val de Sèvre » (PVS) et « Vallées et Côteaux de Gascogne » (VCG), les céréales d'hiver sont implantées début novembre, soit plus de deux mois après le colza, alors que sur le site Arm, les céréales sont implantées fin septembre-octobre (Table 3.1). Pour *P. cupreus* nous avons montré que les individus semblent rester au printemps dans la culture d'hivernation (chapitre 1). En conséquence, le fait que les céréales d'hiver soient implantées plus tôt sur le site Arm, peut expliquer une abondance plus forte au printemps dans cette culture.

Néanmoins, à l'échelle du paysage, la proportion de céréales d'hiver l'année précédant l'échantillonnage a un effet très négatif sur l'AD de ces espèces tandis que la proportion de colza de l'année précédente a un effet positif. Deux hypothèses d'explication de ce résultat peuvent être émises. D'une part, bien que la culture puisse paraître favorable aux adultes au printemps, le taux de fécondité peut y être faible ou nul (en lien notamment avec une limitation de la quantité de ressources - Bommarco 1998b). D'autre part, il est possible que le développement larvaire de ces espèces puisse être limité dans les céréales d'hiver. Les larves de carabiques ont une mobilité réduite, sont faiblement chitinisées et sont par conséquent (i) peu tolérantes aux extrêmes climatiques et (ii) doivent pouvoir trouver localement suffisamment de nourriture pour leur développement (Lövei & Sunderland 1996). Il est donc possible que ces conditions ne soient pas remplies dans les céréales d'hiver pour ces espèces. Ces deux hypothèses conduiraient à une faible production de nouveaux adultes pour l'année suivante. De ce fait, les céréales constitueraient des sortes de puits. Pour vérifier la première hypothèse, il faudrait étudier la charge en œufs des femelles selon les cultures afin de déterminer la qualité des habitats (Van Dijk 1983). Afin de tester la seconde hypothèse, il faudrait comparer les densités de larves entre les habitats. Une telle mesure est difficile à obtenir car les larves sont difficiles à identifier. Cependant, les outils génétiques, notamment le barcoding moléculaire, semblent être des outils prometteurs (*e.g.*, Kamenova 2013). Une grande partie des espèces présentes sur nos sites d'études ont été séquencées à plusieurs gènes dans le cadre de la thèse de Stefaniya Kamenova nous permettant de rapidement mettre en œuvre cette perspective.

Parmi les types d'habitats étudiés, les trois espèces ont montré une préférence pour le colza qui est cependant plus ou moins marquée selon les espèces et les régions. Cette préférence a été précédemment rapportée (Williams 2010; Eyre *et al.* 2013). Les facteurs présentés plus haut peuvent l'expliquer, mais l'un des points les plus importants est sans doute la période d'implantation du colza et sa durée d'implantation dans le paysage qui, en prenant en compte l'étendue des dates de semis et de moisson, atteint 14 mois. Cette durée est bien plus élevée que toutes les autres cultures annuelles d'hiver comme le blé, et permet une bonne coïncidence avec le cycle de vie des espèces (Thiele 1977; Holland & Luff 2000 – Figs. 1.2 et 2.1), principalement durant la période d'hivernation.

Les espèces étudiées dans ce travail de thèse sont dominantes dans les habitats cultivés. Nous avons toutefois montré qu'elles utilisaient les habitats semi-naturels durant la période d'hivernation. L'utilisation des éléments semi-naturels du paysage, et particulièrement des bordures de parcelles, comme habitats d'hivernation a déjà été mise en évidence chez plusieurs espèces (*e.g.*, Kromp 1999; Purtauf *et al.* 2005b; Roume *et al.* 2011; Al Hassa n *et al.* 2012). Il a été précédemment montré qu'*A. dorsalis* et *B. sclopeta* hivernaient en agrégats mono ou plurispécifiques à la surface du sol, notamment sous les pierres (Bonacci *et al.* 2004). Ces caractéristiques font que l'hivernation ne peut se faire dans les parcelles cultivées. Bien qu'ayant probablement la capacité de se déplacer à très grande

distance nous avons montré que les individus de *B. sclopeta* restaient dans les bordures d'anciens colzas, probablement celles de leur parcelle de naissance, pour hiverner (chapitre 1). Cette stratégie est sans doute la plus sûre dans des paysages hétérogènes : il est sans doute plus simple de rester sur place pour trouver des congénères afin d'hiverner en groupe. Les individus se dispersent ensuite au printemps, motivés par la recherche d'hôtes pour leurs descendants, comme il a été montré chez d'autres coléoptères parasitoïdes (*e.g.*, Goubert *et al.* 2013).

1.1.2. Effet des systèmes de cultures et des pratiques culturales

Dans des analyses supplémentaires du chapitre 2 (§3), nous avons étudié le rôle des systèmes de culture (catégorisés en Mesures Agro-Environnementales, MAE) sur la qualité des patches cultivés pour *P. cupreus*. Notre étude à l'échelle parcellaire n'a pas mis en évidence d'effet des différentes MAE, tant dans les cultures annuelles que pérennes. Le fait que les espèces dominantes comme *P. cupreus* soient peu sensibles aux systèmes de culture est une explication majeure de leur abondance dans les agrosystèmes. *P. cupreus* est une espèce semblant particulièrement bien adaptée à l'hétérogénéité des paysages étudiés. Or l'effet des systèmes de cultures localement peut être modulé par l'hétérogénéité du contexte paysager et vice-versa, du fait de processus tels que la dispersion et la complémentation entre habitats agissant à plus large échelle que la parcelle (*e.g.*, Weibull *et al.* 2003; Clough *et al.* 2005; Andersson *et al.* 2014). Dans notre étude réalisée à l'échelle des communautés (Annexe B), nous montrons en revanche que les systèmes de culture plus extensifs (comme l'agriculture biologique et la mise en place de friches) permettent d'augmenter la richesse spécifique et l'activité-densité globale des carabiques, localement et au niveau du paysage. Ainsi, comme nous pouvions nous y attendre, les paysages agricoles intensifs ne sont pas bénéfiques à toutes les espèces présentes dans les parcelles agricoles, et donc la gestion extensive des cultures dans les paysages agricoles pourrait bénéficier à un plus grand nombre d'espèces.

L'évaluation précise du rôle des MAE reste difficile à faire en raison de leur catégorisation qui est basée sur les contrats et non sur les pratiques réellement réalisées, qui varient certainement au sein d'un contrat donné (*e.g.*, Puech *et al.* 2014). Revisiter les mesures en les catégorisant vis-à-vis de leurs effets possibles sur les carabiques et non selon leurs effets sur les cibles initiales permettrait d'affiner l'analyse de leur impact sur les carabiques. Cela ne peut se faire que par la réalisation d'enquêtes auprès des agriculteurs.

1.2. Influence de la dynamique des paysages agricoles

Les paysages agricoles sont des paysages dynamiques. Ces paysages sont structurés en une mosaïque d'habitats changeante, où la configuration spatiale des habitats varie au cours du temps mais

où la quantité d'habitats reste relativement constante, dans un équilibre dynamique (Pickett & White 1985). Les effets de l'hétérogénéité temporelle des habitats et des paysages sur la persistance des populations sur le long terme restent encore majoritairement inconnus dans les paysages agricoles (Vasseur *et al.* 2013). En effet, les études ne s'intéressent généralement qu'à l'hétérogénéité spatiale des paysages (*e.g.*, Fahrig *et al.* 2011). Notre étude a permis d'indiquer que la dynamique spatiale de l'abondance et de la distribution des carabiques dominant les terres arables était conditionnée de manière très importante par la dynamique temporelle des habitats dans les agroécosystèmes. En effet, les changements annuels de culture et les pratiques culturales associées à cette rotation dans les patches de cultures annuelles entraînent d'importants changements de distribution, probablement liés aux mouvements entre les patches d'habitats. Cette dynamique induite par l'instabilité environnementale a été observée chez toutes les espèces étudiées dans cette thèse. Le cas le plus frappant étant celui de *B. sclopeta*, présentant une spécialisation sur deux types d'habitats seulement, entraînant un changement total de distribution entre le colza au printemps/été et les bandes enherbées en hiver, puis de nouveau au printemps suivant vers les nouveaux colzas.

Malgré l'utilisation successive de plusieurs patches d'habitats cultivés, aucun effet de la culture précédente dans les parcelles (*i.e.*, au moment du développement larvaire) sur l'AD des espèces au printemps n'a été mis en évidence dans notre étude. Nos résultats suggèrent que les changements de qualités des habitats au sein des patches, notamment du fait des rotations et des moissons, sont à l'origine d'importants changements de distribution au cours de l'année. Cela entraîne alors une « remise à zéro » de l'abondance des espèces à l'échelle des parcelles. Bien que notre étude ne soit pas basée sur des analyses longitudinales mais transversales, nous pouvons être confiants sur les résultats obtenus, du fait du nombre importants de parcelles échantillonnées. Des résultats similaires ont précédemment été mis en évidence chez *P. cupreus* par une étude longitudinale de 3 ans sur un petit lot de parcelles (Holland *et al.* 2005). En revanche, dans cette étude, certaines espèces comme *Pterostichus melanarius* et *P. madidus* présentaient une relative stabilité entre les années, notamment liée au fait que les individus, après avoir hiverné dans les bordures, revenaient dans les mêmes parcelles l'année suivante, même si celles-ci avaient changé de culture.

Ces changements de distribution peuvent être liés à des taux variables de survie entre les patches d'habitats et/ou à des mouvements entre ces patches. Les patrons génétiques observés chez *P. cupreus* (chapitre 4) et les patrons de distributions observés chez *B. sclopeta* semblent plutôt confirmer l'hypothèse suggérant d'importants mouvements à l'échelle paysagère. De plus, nous avons observé une influence majeure de la composition paysagère de l'année précédant l'échantillonnage (chapitre 3) chez les espèces étudiées. Ce paysage passé représente la disponibilité et l'arrangement spatial des habitats de reproduction de la génération précédente. Ainsi, la « qualité » de ce paysage passé contrôle à la fois la provenance et la taille du pool d'individus qui sera présent dans le paysage l'année

suivante, et ce à une échelle assez grande, très probablement supérieure à 1000 m. Dans notre étude, le rôle des types d'habitats présents dans le paysage l'année de l'échantillonnage (y compris les habitats semi-naturels) était beaucoup plus faible que celui du paysage l'année précédente. Pour *P. cupreus*, notre étude indique que les mouvements inter-parcellaires ont lieu principalement avant l'hiver, les individus hivernant en grande partie dans les parcelles de nouveau colza où ils se reproduisent principalement au printemps. *A. dorsalis* et *B. sclopeta* quant à eux semblent se déplacer vers les bordures de parcelles pour hiverner, puis se disperser vers les parcelles cultivées (de colza principalement) au printemps. Il est ainsi possible (i) que la mosaïque paysagère ait peu d'effet sur le succès de la dispersion et qu'aucune barrière ne semble empêcher la dispersion, et que donc (ii) une grande part de l'effet du paysage présent soit intégrée dans l'effet local des cultures.

Nos résultats supportent l'idée selon laquelle les effets de l'hétérogénéité temporelle des paysages peuvent dépasser ceux liés à l'hétérogénéité spatiale. Bien que le phénomène de dynamique des patches d'habitat soit évident dans les agroécosystèmes, il est encore peu utilisé comme un élément central permettant de relier la variabilité spatiale et temporelle des systèmes écologiques avec la dynamique des espèces (Wu & Loucks 1995; Burel & Baudry 2005; Wimberly 2006; Vasseur *et al.* 2013). Wimberly (2006) se pose justement la question de savoir si notre compréhension des liens existant entre quantité d'habitats, patrons spatiaux d'habitats et réponses des espèces ne changerait pas si ces facteurs étaient examinés dans un contexte dynamique. Il a ainsi été montré, de manière théorique, que les organismes pouvaient parfois être plus sensibles à la durée de vie moyenne des patches d'habitat qu'à leur quantité ou connectivité spatiale dans le paysage (Keymer *et al.* 2000; Wimberly 2006). Les patches déconnectés dans l'espace peuvent être connectés via des « pas japonais » (*stepping stones*) temporels. Et le taux d'occupation des patches peut ainsi être indépendant de la connectivité spatiale, même lorsque la colonisation des patches dépend d'elle (Biedermann 2004). Le temps de renouvellement des habitats dans le temps est donc important pour le maintien de la connectivité temporelle, et donc des espèces (Matlack & Monde 2004). En conséquence, de nombreuses études n'ont pu mettre en évidence d'effet des caractéristiques du contexte paysager sur les carabiques (*e.g.*, Weibull & Östman 2003; Jeanneret *et al.* 2003; Aviron *et al.* 2005), ce qui souligne l'importance de la prise en compte de la composante temporelle de l'hétérogénéité des paysages dans les études. De plus, ce phénomène n'a pu être mis en évidence que grâce à l'approche populationnelle que nous avons choisi d'aborder. La dynamique spatiotemporelle des espèces est beaucoup plus difficile à mettre en évidence à l'échelle communautaire.

Chaque année, à cause des rotations de cultures, les individus émergeant des parcelles doivent se redistribuer dans le paysage afin de recoloniser des habitats cultivés favorables (Purvis & Fadhil 1996; Parsa *et al.* 2011). A chaque saison, quand les parcelles deviennent défavorables à cause de la phénologie des cultures ou des pratiques culturales, la complémentarité temporelle d'habitats avec

d'autres parcelles accessibles peut permettre d'assurer la continuité de la disponibilité en ressources au cours du temps. Bien que généralement peu explorée dans les études, la complémentarité entre parcelles cultivées annuellement est possible quand la destruction et la (ré)génération des patches d'habitat n'est pas synchronisée dans la mosaïque de cultures (Carriere *et al.* 2006). Dans le cas de *P. cupreus*, cette connectivité temporelle des habitats dans les paysages agricoles est très importante, du fait que les individus passent, à l'automne, de cultures moissonnées (colza, tournesol, maïs) vers des cultures nouvellement implantées (colza en particulier). Des patches d'habitats (cultures de printemps) sont ainsi utilisés fugitivement comme des « ponts » permettant une connectivité temporelle. Pour les autres espèces étudiées, cette connectivité temporelle est également importante bien que les individus utilisent des patches d'habitats pérennes comme « étapes » entre les cultures annuelles implantées dans deux années successives, facilitant leurs mouvements.

1.3. Stratégies d'utilisation de la mosaïque paysagère et dynamiques de populations

Notre étude a mis en évidence plusieurs stratégies d'utilisation des habitats chez les espèces de carabiques dominant les paysages agricoles, basées sur leur degré de spécialisation à un type d'habitat, mais ayant toutes un point commun : la capacité à se redéployer entre les habitats en réponse aux perturbations (Encadré D). Bien que cette étude ne soit basée que sur trois espèces, il semble que ces stratégies ne sont pas cloisonnées dans des catégories rigides mais sont plutôt réparties le long d'un continuum de situations.

1.3.1. Perspective : modélisation explicite des dynamiques populationnelles

Notre étude met en évidence le fait que les dynamiques de populations apparaissent principalement forcées à l'échelle du paysage par la dynamique de la mosaïque d'habitats. Il est ainsi très probable que les changements de distribution des populations soient liés à une « disparition » ou une « apparition » de l'habitat plutôt qu'à une « extinction » ou « colonisation » de populations locales tel qu'admis dans les modèles de metapopulations.

Prédire les dynamiques de populations et les patrons de distribution et de dispersion reste très difficile lorsque la qualité des habitats est hétérogène, spatialement mais aussi temporellement. Peu d'études, même théoriques, ont tenté de conceptualiser la manière dont les espèces répondent aux différents taux de dynamiques d'habitats (Wimberly 2006; Vandermeer *et al.* 2010). Les difficultés rencontrées sont notamment liées à la capacité (i) à représenter la dynamique spatiotemporelle des

Encadré D. Stratégies de dynamique spatiale des espèces étudiées

Poecilus cupreus, au printemps, s'est avéré être une espèce assez généraliste (notamment les

cultures d'hiver et majoritairement dans le colza – Fig. 5.1 ❶). Après la moisson des cultures d'hiver, les individus étaient toujours majoritairement trouvés dans les chaumes de colza, mais également de manière importante dans les parcelles de tournesol, non occupées au printemps (Fig. 5.1 ❷). C'est à la sortie de l'hiver que les changements de distribution sont les plus importants, avec des individus principalement capturés dans les parcelles de colza nouvellement implantées laissant suggérer une dispersion automnale des individus vers ces dernières (Fig. 5.1 ❸). Les bandes enherbées semblent également être des habitats hivernaux, servant « d'étape » entre deux parcelles de cultures annuelles (Fig. 5.1 ❹). *P. cupreus* est ainsi une espèce généraliste d'habitat, opportuniste, et possédant une mobilité importante, permettant aux individus de quitter rapidement un patch devenu défavorable et trouver rapidement un nouveau patch favorable. De plus, les individus sont peu dépendants de la présence d'habitats semi-naturels pour se maintenir dans le paysage, étant capables de compléter leur cycle de vie au sein des parcelles de cultures annuelles.

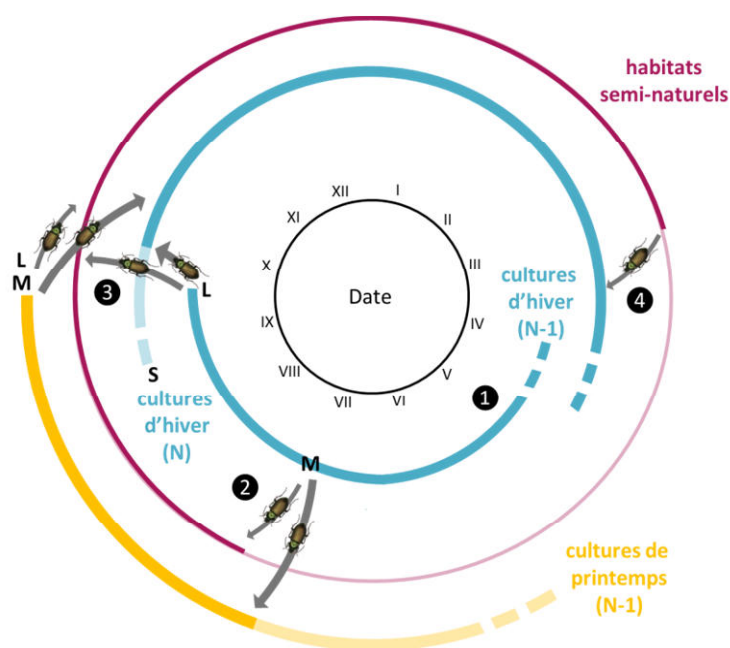


Figure 5.1 Cycle schématique de la dynamique de distribution spatiale de *P. cupreus* entre les patches d'habitats au cours de l'année. Les cercles de couleur représentent les cycles des cultures utilisées à un moment de l'année par l'espèce. En couleur foncée, les périodes de l'année où l'espèce est présente dans le patch d'habitat. En couleur claire, les périodes où elle est absente. Les flèches grises représentent les mouvements des individus entre les patches d'habitats. S : semis ; M : moisson ; L : labour.

Anchomenus dorsalis présente un cycle assez proche de celui observé chez *P. cupreus*, avec l'utilisation principale des cultures d'hiver, et surtout du colza, au printemps et en été (Fig. 5.2 ❶), avec des mouvements vers les cultures de printemps possibles en été (Fig. 5.2 ❷) (Annexe D). En revanche, les individus hivernent principalement dans les bordures de parcelles (Fig. 5.2 ❸) puis

recolonisent les parcelles cultivées annuellement au printemps (Fig. 5.2 ④) (Annexe D). *A. dorsalis* semble avoir une stratégie intermédiaire, présentant un généralisme d'habitat et une mobilité aussi importants que *P. cupreus* mais utilisant quasi exclusivement les éléments semi-naturels, pérennes, pour hiverner. Cette stratégie permet aux individus de pouvoir quitter rapidement un patch d'habitat devenu défavorable pendant la période d'activité afin de coloniser un patch d'habitat de substitution. De plus, le fait d'utiliser des éléments semi-naturels pour hiverner permet à l'espèce de ne pas être affectée par les pratiques agricoles hivernales.

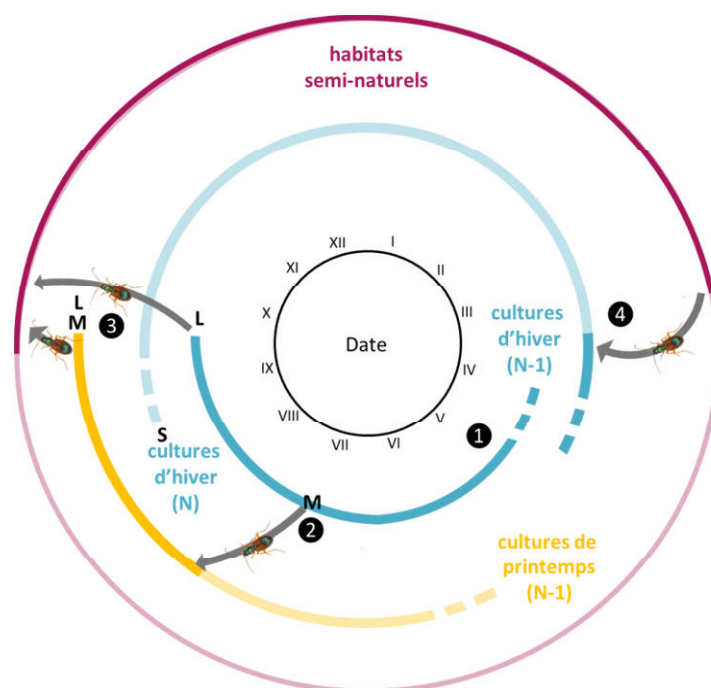


Figure 5.2 Cycle schématique de la dynamique de distribution spatiale d'*A. dorsalis* entre les patches d'habitats au cours de l'année. Les cercles de couleur représentent les cycles des cultures utilisées à un moment de l'année par l'espèce. En couleur foncée, les périodes de l'année où l'espèce est présente dans le patch d'habitat. En couleur claire, les périodes où elle est absente. Les flèches grises représentent les mouvements des individus entre les patches d'habitats. S : semis ; M : moisson ; L : labour.

Brachinus sclopeta quant à lui est beaucoup plus étroitement associé à une seule culture, le colza. Les individus sont capturés majoritairement au sein des parcelles de colza du printemps à l'automne (Fig. 5.3 ①), puis ils passent l'hiver dans les bordures de ces mêmes colzas (Fig. 5.3 ②) pour ensuite coloniser de nouvelles parcelles de colza au printemps suivant (Fig. 5.3 ③). Dans les paysages agricoles, la disponibilité et l'arrangement spatial des habitats varient fortement d'une année sur l'autre et d'un paysage à un autre. Cette stratégie basée sur l'utilisation quasi-exclusive d'un habitat éphémère (ici le colza) se rapproche de celle utilisée par un grand nombre de ravageurs de cultures. En tant que parasitoïde, la distribution de *B. sclopeta* est susceptible d'être limitée par la présence de

ses hôtes (*e.g.*, Saska & Honek 2008; Goubert *et al.* 2013). De ce fait, la stratégie employée par *B. sclopeta* est probablement un cas particulier chez les carabiques prédateurs. Plusieurs études suggèrent en effet que les espèces de niveau trophique supérieur (souvent généralistes chez les carabiques – Thiele 1977; Kromp 1999) sont plutôt affectées par leur environnement à large échelle que par la présence de proies localement (Holt *et al.* 1999; Vanbergen *et al.* 2010). De plus, les espèces généralistes d'habitat ont tendance à dominer les communautés de carabiques dans les paysages intensifs (*e.g.*, Kotze and O'Hara 2003). En revanche, cette stratégie de spécialisation sur un habitat donné est très fréquente chez les phytophages, et particulièrement les ravageurs de cultures, du fait d'une spécialisation sur la ressource alimentaire, constituée par les plantes présentes dans l'habitat. Il est de plus fortement probable que les individus possèdent de très grandes capacités de dispersion leur permettant de trouver rapidement une parcelle de colza au printemps. Nos données suggèrent que les individus de cette espèce peuvent se disperser par le vol à cette saison (individus surtout trouvés dans les pots supérieurs des tentes à émergence et impossibilité d'observer le passage des individus des bordures aux parcelles et vice-versa par l'utilisation des pots-pièges). Ainsi, *B. sclopeta* semble compenser sa faible plasticité environnementale par de fortes capacités de dispersion.

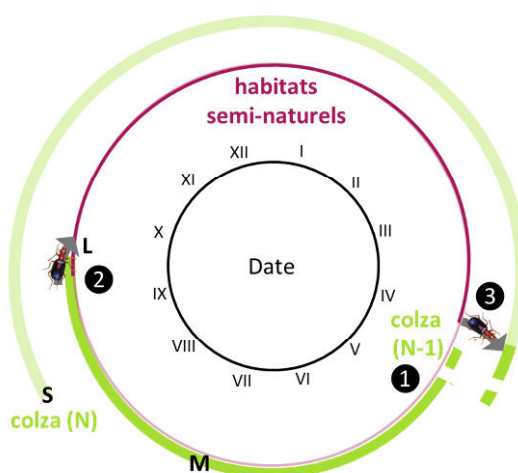


Figure 5.3 Cycle schématique de la dynamique de distribution spatiale de *B. sclopeta* entre les patches d'habitats au cours de l'année. Les cercles de couleur représentent les cycles des cultures utilisées à un moment de l'année par l'espèce. En couleur foncée, les périodes de l'année où l'espèce est présente dans le patch d'habitat. En couleur claire, les périodes où elle est absente. Les flèches grises représentent les mouvements des individus entre les patches d'habitats. S : semis ; M : moisson ; L : labour.

habitats dans les paysages de manière réaliste et (ii) d'identifier les paramètres populationnels impliqués dans les dynamiques de populations (taux de natalité, de mortalité, distances/taux de dispersion).

Par notre approche nous avons pu étudier la dynamique des patrons de distribution et d'abondance des espèces entre les patches, en ayant une idée assez précise des processus sous-jacents. Néanmoins, les paramètres populationnels guidant les dynamiques de populations restent encore inconnus. Mettre en place des expérimentations à l'échelle du paysage pour déterminer ces paramètres reste très difficile à envisager. La modélisation peut alors représenter une alternative sérieuse, afin de représenter de manière conjointe et explicite dynamiques d'habitats et de populations. Un tel travail a été entamé par Miguet (2010), mais il s'est confronté à un manque de connaissances sur la biologie des espèces dans les différents types d'habitats présents sur la zone.

Grâce aux connaissances apportées par cette thèse, nous pouvons (i) estimer la « qualité » des différents types d'habitat pour les espèces, (ii) proposer des paramétrages assez simples des mouvements entre patches basés sur les mouvements entre successions culturales. Afin d'évaluer et quantifier les paramètres populationnels, nous pourrions effectuer différentes simulations faisant varier la qualité des types d'habitats, le kernel et les taux de dispersion et confronter les patrons de distribution et d'abondance résultants à ceux observés dans la réalité. Afin de minimiser l'incertitude liée à l'estimation de la qualité des habitats et la direction des mouvements entre patches d'habitats, nous pourrions calibrer notre modèle sur *B. sclopeta*. En effet, les résultats obtenus dans cette thèse montrent un cycle très simple, basé sur l'utilisation exclusive de deux types d'habitats, le colza et les habitats semi-naturels bordant les parcelles de colza.

L'intérêt de pouvoir travailler sur des espèces « réelles » permet de travailler dans des paysages également réels (Miguet 2010). Les zones étudiées dans cette thèse sont des Zones-Ateliers et bénéficient d'un suivi sur de nombreuses années des variations d'occupation des sols dans les parcelles, permettant une évaluation précise des successions existantes et de leur répartition dans l'espace (*e.g.*, Lazrak *et al.* 2010 pour le site PVS). Il serait intéressant de simuler des paysages composés d'*ephemeral sources* et de *propagating sinks* (au sens de Vandermeer *et al.* 2010) en utilisant la nature des habitats et successions pour évaluer la qualité des patches (Vasseur *et al.* 2013). Contrairement au modèle de Vandermeer *et al.* (2010), la nature des patches varie au cours du temps du fait des rotations de culture. Cette variation pourra être paramétrée par une variation de la capacité de charge des patches entre chaque année simulée.

1.3.2. Perspective : vers une méta-analyse communautaire

Les analyses ayant été effectuées dans le §1 du chapitre 2 et dans l'Annexe D ont permis de mettre en évidence, sur trois espèces dominantes, (i) le degré de spécialisation à l'habitat au cours de l'année,

(ii) le degré de dépendance aux éléments semi-naturels et (iii) le moment probable des mouvements entre les patches d'habitats.

Une perspective envisagée à ce travail de thèse est d'appliquer notre démarche à un plus grand nombre d'espèce, voire à l'ensemble de la communauté. Via une méta-analyse communautaire, nous pourrions établir des stratégies d'utilisation des habitats par les espèces pouvant être reliées à leur dominance dans les communautés, mais également à des traits de vie particuliers (régime alimentaire, capacités de dispersion, taille, cycle de vie...). Par cette démarche nous pourrions avoir une vision communautaire précise de l'influence de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des habitats sur les espèces en fonction de leurs traits de vie, ce qui, à notre connaissance, n'a jamais été fait chez les carabiques, faute de données précises sur leur dynamique de distribution et sur leurs traits de vie.

2. La dispersion, un processus clef pour le maintien des espèces dans les agroécosystèmes

2.1. La dispersion : un processus clef sélectionné dans les paysages agricoles

Bien que les espèces étudiées montrent des stratégies d'utilisation des habitats différentes, la dispersion et les mouvements entre patches d'habitats constituent un processus clef dans leur dynamique de population. Le trait de dispersion contribue en effet majoritairement à la capacité colonisatrice d'une espèce (Ronce *et al.* 2000). Nous avons pu observer dans notre étude (i) des changements de distribution importants au cours de l'année en lien avec les rotations de cultures (chapitre 2) et (ii) une influence forte de l'instabilité temporelle du contexte paysager sur la dynamique de distribution des espèces étudiées entre les patches d'habitats (chapitre 3). Nos résultats suggèrent ainsi que les mouvements entre les parcelles chez ces espèces sont importants et surtout provoqués par la dynamique spatiotemporelle des paysages. Cette idée est fortement renforcée par l'homogénéité génétique forte observée à l'échelle du site d'étude chez *P. cupreus*, avec un isolement par la distance (IBD) faible. Plus l'hétérogénéité spatiotemporelle des habitats est forte, plus les taux de dispersion sont susceptibles d'augmenter entre les patches d'habitats (Gadgil 1971), pouvant conduire à une homogénéisation génétique à grande échelle (*e.g.*, Gauffre *et al.* 2008).

Les résultats de ce travail de thèse ont été établis sur des espèces très abondantes, mais ne représentant pas toute la communauté de carabiques dans les agroécosystèmes. Or, les réponses des populations face à la nature d'un habitat et à l'instabilité environnementale à l'échelle du patch et du paysage peuvent fortement varier d'une espèce à une autre, notamment selon les capacités de dispersion et de colonisation des espèces (*e.g.*, Burel 1993; Petit & Burel 1998). Dans le cadre du stage de fin d'études d'ingénieur en agronomie et environnement (AgroSup Dijon) d'Aurélien Dupeyron (2013), nous avons regardé l'effet de l'instabilité environnementale et de l'intensité des perturbations

sur la dispersion à l'échelle des communautés afin de mettre en évidence un filtrage potentiel des espèces sur la base des traits de dispersion (Keddy 1992; Gotelli & Ellison 2002). Nous avons travaillé sur 13 espèces représentant plus de 80% de l'activité-densité de la communauté dans chaque culture, et sur plusieurs traits morphologiques (basés sur des mesures directes sur les individus de notre site d'étude et non pas sur des traits bibliographiques comme c'est généralement le cas), certains reflétant la capacité potentielle de déplacement des individus. Nous avons mis en évidence le fait que les espèces ne s'opposaient pas sur le fait d'avoir ou non les capacités de se disperser, mais plutôt sur la stratégie de locomotion utilisée : le vol *vs.* la marche (*i.e.*, les espèces avaient soit de grandes ailes, soit de grosses pattes postérieures). Il semble de plus que l'impact du filtre écologique sélectionnant les espèces se fasse principalement à l'échelle du paysage agricole.

Ces résultats préliminaires confirment l'hypothèse selon laquelle les espèces présentes dans les agroécosystèmes font partie d'une faune caractéristique dont les traits d'histoire de vie ont évolué (ou étaient pré-adaptés) pour survivre dans les terres cultivées (Holland & Luff 2000; Niemelä 2001). Ces espèces ont pu passer les filtres environnementaux agissant aux différentes échelles spatiales et temporelles, et principalement à l'échelle paysagère (Keddy 1992; Ribera *et al.* 2001; Gotelli & Ellison 2002; Magura *et al.* 2006; Brooks *et al.* 2012). Aujourd'hui, l'agriculture subit de profondes transformations, mais l'impact des pratiques dépend toujours autant des caractéristiques d'histoire de vie des espèces, car elles déterminent leur sensibilité. Identifier des syndromes de traits coadaptés peut aider à la prédiction de changements de stratégies d'histoire de vie suite à des changements dans la dynamique paysagère, tels qu'une fragmentation accrue, une détérioration de l'habitat ou un changement du régime de perturbation (Ronce *et al.* 2000). En conséquence, nous poursuivons actuellement nos analyses afin de savoir si l'une ou l'autre des stratégies est privilégiée en fonction du degré d'intensification du contexte paysager.

Le vol est susceptible de permettre une dispersion plus rapide et à plus longue distance (Den Boer 1970; Niemelä & Spence 1999; Bourassa *et al.* 2011), comme nous le suggérons pour *B. sclopeta*. La morphologie alaire est souvent le seul trait étudié comme proxy des capacités de dispersion des carabiques (*e.g.*, Barbaro & van Halder 2009; Winqvist *et al.* 2014), et ces études ne trouvent généralement pas ou peu de sélection des espèces sur ce trait. En effet, le fait que les individus aient des ailes ne suffit pas à lui seul à prouver qu'ils soient capables de voler. La capacité de vol dépend également du développement des muscles alaires qui peut varier entre individus d'une même espèce (Wamser *et al.* 2012) et au cours de l'année (Van Huizen 1977, 1979; Matalin 2003; Kotze *et al.* 2011).

2.2. Echelle spatiale et période des mouvements

Nos résultats indiquent une forte influence des descripteurs paysagers à des échelles dépassant probablement parfois les 1000 m, pour toutes les espèces. Peu d'études ont été réalisées à cette échelle,

la plupart se limitant à caractériser le paysage dans un rayon de 500 m (*e.g.*, Weibull *et al.* 2003; Aviron *et al.* 2005; Dauber *et al.* 2005; Maisonhaute *et al.* 2010). Néanmoins, 1000 m ne semble pas être une échelle suffisante pour caractériser l'influence du contexte paysager sur les carabiques dominant les terres arables. En conséquence, nous n'avons pas pu établir avec précision l'échelle spatiale fonctionnelle de ces carabiques. Les échelles spatiales les plus importantes sont en effet censées refléter la distance efficace moyenne pouvant être parcourue par les individus, probablement entre leur site d'émergence et leur site de reproduction l'année suivante. L'analyse de la structuration génétique à l'échelle du site PVS chez *P. cupreus* (chapitre 4) semble confirmer qu'à la fois les taux et distances de dispersion sont importants chez cette espèce, particulièrement chez les mâles. Des biais de dispersion entre les sexes sont souvent observés chez les animaux et peuvent être notamment liés à l'évitement de consanguinité et/ou à des coûts de dispersion spécifiques à chaque sexe (*e.g.*, Gros *et al.* 2008). De plus, il a été montré que le biais peut être très grand même lorsque les coûts de dispersion sont faibles (Gros *et al.* 2008). Pour les femelles, le coût à se disperser est plus élevé que pour les mâles du fait de leur investissement dans la reproduction. Ce compromis entre taux de reproduction et capacités de dispersion est connu chez les insectes, et les carabiques en particulier (*e.g.*, Van Huizen 1977; Fairbairn & Desranleau 1987).

Peu d'études de mesure directe des distances de dispersion à grande distance ont été réalisées chez les carabiques permettant d'estimer les distances de dispersion des individus (*e.g.*, Elek *et al.* 2014) et les biais de dispersion entre les sexes. La raison principale étant la difficulté à mener ce type d'expérimentation à grande échelle. La majorité des études s'intéressant aux capacités de mouvement des coléoptères carabiques ont en effet plutôt été faites en laboratoire ou à l'échelle de la parcelle (*e.g.*, Thiele 1977; Best *et al.* 1981). Thiele (1977) indique néanmoins que des individus marqués de *P. cupreus* ont été recapturés au bout d'un mois jusqu'à 250 m de leur point de départ. Les études indirectes de génétique du paysage (*e.g.*, Brouat *et al.* 2003; Sander *et al.* 2006a; b) ou d'analyse des isotopes stables (*e.g.*, Schallhart *et al.* 2009; Zalewski *et al.* 2012; Kamenova 2013) constituent alors des outils intéressants permettant d'évaluer la capacité des individus à pouvoir se disperser dans les paysages hétérogènes.

La majorité des études s'intéressant aux mouvements des individus se limitent à la période printanière et montrent de fortes agrégations et peu de mouvements, généralement limités au patch d'habitat (*e.g.*, Thomas *et al.* 2001; Holland *et al.* 2004, 2005). Mais nous avons vu que les mouvements à grande distance se font probablement avant l'hiver chez les espèces hivernant sous forme adulte. Cette période de l'année semble cruciale pour ce type d'espèce mais, étonnamment, très peu d'études s'y intéressent. En effet, d'après nos résultats, c'est à cette saison que les mouvements entre patches d'habitats semblent surtout avoir lieu (chez *P. cupreus* et *A. dorsalis* notamment). De plus, attirer les individus dans les parcelles dès l'automne pourrait permettre d'accroître le potentiel de

régulation dès cette saison pour les espèces hivernant dans les parcelles (*e.g.*, *P. cupreus*), mais aussi dès le début du printemps pour les espèces pouvant hiverner à proximité de ces parcelles (*e.g.*, *A. dorsalis*). La difficulté principale à travailler à cette saison réside dans le fait que les individus sont difficilement capturables au moyen de pots-pièges. Soit parce qu'ils ne bougent pas, soit parce que les individus se dispersent par le vol.

2.3. Etude directe des mouvements entre patches d'habitats

Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont permis d'indiquer le rôle de la dispersion et des mouvements entre patches d'habitat dans le maintien des populations de carabiques au cours du temps dans les paysages agricoles. Néanmoins, plusieurs paramètres restent encore inconnus : les mouvements sont-ils directement induits par les pratiques culturales ou indirectement par leurs conséquences sur les milieux ? Quels sont les moyens de déplacement privilégiés ? Varient-ils entre les espèces, saisons, sexes ?

Les méthodes indirectes utilisées au cours de cette thèse ne permettent pas de répondre à ces questions. Les mesures sont trop grossières pour analyser finement les comportements de mouvement des individus. Jusqu'à présent, les mouvements des carabiques n'ont que très peu été évalués par des méthodes directes, et impliquent principalement de la capture-marquage-recapture (CMR) (*e.g.*, Winder 2004) ou de la radio-télémétrie (*e.g.*, Riecken & Rath 1996). Ces méthodes permettent d'évaluer les distances de dispersion des individus, mais seulement sur un faible nombre d'entre eux (méthode coûteuse, taux de recapture faible, etc.).

Il serait intéressant de combiner des pièges à interception au sol (*e.g.*, pots-pièges munis de barrières) et en vol (*e.g.*, plaques verticales en plexiglas) en bordure de parcelle afin d'étudier le sens et le moment de déplacement des individus entre les parcelles et la manière de le faire (par le vol ou la marche). Contrairement à des expériences de CMR, ce type de protocole ne permet pas d'estimer les distances de dispersion des individus. En revanche, il est tout à fait adapté pour estimer les différences de taux de dispersion/mouvements entre les cultures échantillonnées.

Pour aller plus loin, il serait intéressant de comparer l'évolution au cours du temps des sex-ratios entre habitats et de la structuration spatiale à grande échelle de chaque sexe afin de valider notre hypothèse. Cette hypothèse d'une dispersion biaisée entre les sexes a très peu été développée chez les carabiques (Lagisz *et al.* 2010), et cela constitue une perspective intéressante de notre travail. Si la dispersion est effectivement fortement biaisée en faveur des mâles chez *P. cupreus*, la dépendance spatiale entre les mâles devrait être à plus grande échelle qu'entre les femelles, particulièrement avant leur dispersion. De plus, cela permettrait de savoir à quel moment la dispersion des mâles se produit : est-ce que les mâles se dispersent à plus grande échelle à l'automne (période présumée dans notre étude de la dispersion à grande échelle chez cette espèce) ou est-ce que ce résultat est lié à la recherche

de femelles au printemps, comme le suggèrent Lagisz *et al.* (2010). Néanmoins, cela implique de sexer tous les individus échantillonnés.

3. Apports de nos travaux pour l'amélioration de la gestion des paysages agricoles et maximiser les services de régulation rendus par les carabiques

Dans ce travail de thèse nous nous sommes intéressés à trois espèces de carabiques dominantes (*A. dorsalis*, *B. sclopeta* et *P. cupreus*) qui constituent une part très importante de l'abondance totale de carabiques sur les sites étudiés (plus de 50% sur les sites Arm et VCG, environ 40% sur le site PVS – Table 3.B). Du fait de leur importance numérique et de leur présence dans les cultures annuelles au moment de la colonisation des parcelles par les ravageurs, ces espèces pourraient constituer un grand potentiel de contrôle biologique (*mass ratio hypothesis*) (Grime 1998; Kromp 1999; Garnier *et al.* 2004). Néanmoins, la capacité réelle des carabiques, et de ceux-là en particulier, à participer efficacement au contrôle biologique reste largement à quantifier (voir Kamenova 2013 pour une revue). Dans sa thèse, Kamenova (2013) met en avant le fait que la majorité des études ont été réalisées en laboratoire, ou sur très peu de cultures, ne permettant pas d'évaluer leur efficacité réelle en plein champ. Un moyen intéressant et très prometteur semble être l'étude de l'écologie trophique des espèces par l'utilisation d'outils génomiques comme le barcoding moléculaire (développés au cours de la thèse de Stefaniya Kamenova).

La mise en place de mesures de gestion des habitats peut se faire à l'échelle de la parcelle, de l'exploitation ou des paysages. Dans notre étude nous avons clairement mis en évidence l'importance des mouvements entre patches d'habitats cultivés ou non cultivés. La présence, en continu, d'habitats favorables se complétant pour le maintien des espèces n'est pas toujours garantie dans les paysages agricoles intensifs. Bien que l'organisation spatiotemporelle des successions culturales soit réfléchi par les agriculteurs à l'échelle de la parcelle mais également à celle de l'exploitation, la mosaïque de cultures peut sembler en définitive très aléatoire du fait de l'agrégation spatiale des exploitations et de la non-contiguïté des parcelles d'une même exploitation (Thenail *et al.* 2009).

D'après nos résultats, il semble qu'accroître la connectivité temporelle entre les patches d'habitats serait une solution à envisager pour améliorer la « qualité » des paysages. Proposer une gestion paysagère de l'organisation spatiale des successions semble irréaliste. Cependant, augmenter la diversité des cultures en rotations dans les parcelles peut permettre d'accroître mécaniquement l'hétérogénéité de la mosaïque de cultures qui ainsi pourrait être favorable à un plus grand nombre d'espèces. De plus, ce type de décision peut être pris directement par l'agriculteur à l'échelle de la parcelle, et peut donc facilement être mise en œuvre.

Un élément important de la qualité de l'hétérogénéité d'un paysage est l'asynchronie des perturbations et du développement des couverts végétaux, permettant une complémentarité temporelle

entre habitats (Vasseur *et al.* 2013). Nous avons vu que les espèces pouvaient utiliser successivement des cultures d'hiver (*e.g.*, blé, colza) en hiver et au printemps et de printemps (*e.g.*, tournesol) en été-automne. La gestion intégrée des ravageurs doit tenir compte et exploiter les effets source-puits et de dilution-concentration entre patches d'habitat (Vasseur *et al.* 2013). Du fait de ces processus, maintenir la connectivité spatiale et temporelle à l'échelle du paysage est important, particulièrement pour les espèces n'ayant pas des traits leur permettant de se déplacer facilement d'un patch à un autre dans le paysage (Taylor *et al.* 1993; Goodwin & Fahrig 2002).

En outre, nous avons montré que les habitats semi-naturels peuvent être importants pour l'hivernation des espèces étudiées. Durant cette période, les individus sont vulnérables aux conditions météorologiques et aux perturbations. L'implantation de bandes enherbées (et de prairies extensives plus largement) autour des parcelles cultivées peut ainsi permettre le maintien local des espèces vulnérables à ces perturbations.

Bien que les espèces que nous avons étudiées aient des capacités de dispersion importantes, l'implantation de ces zones enherbées à proximité des parcelles pourrait permettre une colonisation plus rapide des parcelles l'année suivante par les espèces hivernant dans les bordures (comme *A. dorsalis* et *B. sclopeta*) (Clough *et al.* 2005; Marshall *et al.* 2006; Alignier *et al.* 2014). Promouvoir le maintien et la création de bandes enherbées le long des parcelles constitue un deuxième levier d'action pour favoriser l'abondance et le maintien des carabiques à proximité des parcelles.

L'implantation de haies arborées présente de nombreux intérêts écologiques pour la production agricole (*e.g.*, brise-vent, régulation du microclimat, rétention de l'eau – Forman & Baudry 1984), mais les haies ne sont pas forcément favorables aux espèces de milieux ouverts utilisant principalement les cultures et les habitats ouverts (*e.g.*, Al Hassan 2012). Dans notre étude, les haies n'ont pas ou peu d'influence sur l'activité-densité des populations de carabiques étudiées à l'échelle du paysage.

Références bibliographiques

A

Abdollahi M, Ranjbar A, Shadnia S, Nikfar S, Rezaiee A (2004) Pesticides and oxidative stress: a review. *Medical Science Monitor*, **10**, RA141–RA147.

Alford DV, Nilsson C, Ulber B (2003) Insect pests of oilseed rape crops. In: *Biocontrol of oilseed rape pests* (ed Alford DV), pp. 9–41. Blackwell Publishing Ltd.

Alignier A, Raymond L, Deconchat M *et al.* (2014) The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biological Control*, **77**, 76–82.

Allen RT (1979) The occurrence and importance of ground beetles in agricultural and surrounding habitats. In: *Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification* (eds Erwin TL, Bell GE, Whitehead DR), pp. 485–505. Springer, The Hague, The Netherlands.

Altieri MA (1989) Agroecology: a new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **27**, 37–46.

Andersson GKS, Ekroos J, Stjernman M, Rundlöf M, Smith HG (2014) Effects of farming intensity, crop rotation and landscape heterogeneity on field bean pollination. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **184**, 145–148.

Attwood SJ, Maron M, House APN, Zammit C (2008) Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 585–599.

Aubertot JN, Barbier JM, Carpentier A *et al.* (2005) *Pesticides, Agriculture et Environnement - Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux. Expertise scientifique collective INRA - Cemagref*. Editions Quae, Versailles, France.

Aviron S, Burel F, Baudry J, Schermann N (2005) Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **108**, 205–217.

B

Badenhausser I, Gouat M, Goarant A, Cornulier T, Bretagnolle V (2012) Spatial Autocorrelation in Farmland Grasshopper Assemblages (Orthoptera: Acrididae) in Western France. *Environmental Entomology*, **41**, 1050–1061.

Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape ecology*, **22**, 1117–1129.

Baguette M, Hance T (1997) Carabid beetles and agricultural practices: Influence of soil ploughing. *Biological Agriculture & Horticulture*, **15**, 185–190.

Bahlai CA, Xue Y, McCreary CM, Schaafsma AW, Hallett RH (2010) Choosing organic pesticides over synthetic pesticides may not effectively mitigate environmental risk in soybeans. *PloS one*, **5**, e11250.

Bahn V, Krohn WB, O'Connor RJ (2008) Dispersal leads to spatial autocorrelation in species distributions: A simulation model. *Ecological Modelling*, **213**, 285–292.

Baker HG, Stebbins GL (1965) *The Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, New York.

Balmford A, Green RE, Scharlemann JPW (2005) Sparing land for nature: exploring the potential impact of changes in agricultural yield on the area needed for crop production. *Global Change Biology*, **11**, 1594–1605.

Balvanera P, Siddique I, Dee L *et al.* (2014) Linking Biodiversity and Ecosystem Services: Current Uncertainties and the Necessary Next Steps. *BioScience*, **64**, 49–57.

Barbaro L, van Halder I (2009) Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, **32**, 321–333.

Barberi P, Burgio G, Dinelli G *et al.* (2010) Functional biodiversity in the agricultural landscape: relationships between weeds and arthropod fauna. *Weed Research*, **50**, 388–401.

Barone M, Frank T (2003) Habitat age increases reproduction and nutritional condition in a generalist arthropod predator. *Oecologia*, **135**, 78–83.

Barth MB, Moritz RFA, Pirk CWW, Kraus FB (2013) Male-biased dispersal promotes large scale gene flow in a subterranean army ant, *Dorylus (Typhlopone) fulvus*. *Population Ecology*, **55**, 523–533.

Bates D, Maechler M (2013) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and R syntax. R package version 0.999999-0. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.

Baudry J, Papy F (2001) The Role of Landscape Heterogeneity in the Sustainability of Cropping. In: *Crop Science: Progress and Prospects* (eds Nösberger J, Geiger HH, Struik PC), p. 243. Cabi Publishing, Oxon.

Beirincx K, Van Gossum H, J Lajeunesse M, R Forbes M (2006) Sex biases in dispersal and philopatry: insights from a meta-analysis based on capture–mark–recapture studies of damselflies. *Oikos*, **113**, 539–547.

- Bengtsson J, Ahnstrom J, Weibull AC (2005) The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 261–269.
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 289–300.
- Benton TG, Bryant DM, Cole L, Crick HQP (2002) Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 673–687.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182–188.
- Best RL, Beegle CC, Owens JC, Ortiz M (1981) Population density, dispersion, and dispersal estimates for *Scarites substriatus*, *Pterostichus chalcites*, and *Harpalus pennsylvanicus* (Carabidae) in an Iowa cornfield. *Environmental Entomology*, **10**, 847–856.
- Biedermann R (2004) Modelling the spatial dynamics and persistence of the leaf beetle *Gonioctena olivacea* in dynamic habitats. *Oikos*, **107**, 645–653.
- Blake S, Foster GN, Eyre MD, Luff ML (1994) Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. *Pedobiologia*.
- Blaschke T (2006) The role of the spatial dimension within the framework of sustainable landscapes and natural capital. *Landscape and Urban Planning*, **75**, 198–226.
- Blondel J (1995) *Biogéographie: approche écologique et évolutive*. Masson.
- Den Boer PJ (1970) On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, **4**, 1–28.
- Den Boer PJ, den Boer-Daanje W (1990) On life history tactics in carabid beetles: are there only spring-and autumn-breeders?
- Bohan DA, Boursault A, Brooks DR, Petit S (2011) National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 888–898.
- Bommarco R (1998a) Reproduction and energy reserves of a predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity. *Ecological Applications*, **8**, 846–853.
- Bommarco R (1998b) Stage sensitivity to food limitation for a generalist arthropod predator, *Pterostichus cupreus* (Coleoptera : Carabidae). *Environmental Entomology*, **27**, 863–869.

Bommarco R, Firle SO, Ekbom B (2007) Outbreak suppression by predators depends on spatial distribution of prey. *Ecological Modelling*, **201**, 163–170.

Bommarco R, Miranda F, Bylund H, Bjorkman C (2011) Insecticides Suppress Natural Enemies and Increase Pest Damage in Cabbage. *Journal of Economic Entomology*, **104**, 782–791.

Bonacci T, Mazzei A, Zetto Brandmayr T, Brandmayr P (2004) Aposematic aggregation of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): preliminary data. *Redia*, **87**, 243–245.

Bonny S (2011) Herbicide-tolerant transgenic soybean over 15 years of cultivation: pesticide use, weed resistance, and some economic issues. The case of the USA. *Sustainability*, **3**, 1302–1322.

Booij K (1994) Diversity pattern assemblages in relation to crops and farming systems. In: *Carabid beetles, ecology and evolution* (eds Desender K, Dufrêne M, Moreau M, Luff ML, Maelfait J-P), pp. 425–431. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Booij CJH, Noorlander J (1992) Farming systems and insect predators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **40**, 125–135.

Boscolo D, Metzger JP (2009) Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology*, **24**, 907–918.

Bourassa S, Spence JR, Hartley DJ, Lee S-I (2011) Wing-dimorphism and population expansion of *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) at small and large scales in central Alberta, Canada (Coleoptera, Carabidae, Pterostichini). *Zookeys*, 545–558.

Bradter U, Kunin WE, Altringham JD, Thom TJ, Benton TG (2013) Identifying appropriate spatial scales of predictors in species distribution models with the random forest algorithm. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 167–174.

Brennan JM, Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L (2002) Focal patch landscape studies for wildlife management. In: *Optimizing sampling effort across scales. Integrating landscape ecology into natural resource management* (eds Wu J, Taylor WW). Cambridge.

Briggs JB (1965) Biology of some ground beetles (Col., Carabidae) injurious to strawberries. *Bulletin of Entomological Research*, **56**, 79–93.

Brouat C, Sennedot F, Audiot P, Leblois R, Rasplus JY (2003) Fine-scale genetic structure of two carabid species with contrasted levels of habitat specialization. *Molecular Ecology*, **12**, 1731–1745.

Brown AWA (1958) *Insecticide resistance in arthropods*. Monograph series. World Health Organization.

Büchi R (2002) Mortality of pollen beetle (*Meligethes* spp.) larvae due to predators and parasitoids in rape fields and the effect of conservation strips. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **90**, 255–263.

Burel F (1989) Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landscape Ecology*, **2**, 215–226.

Burel F (1993) Time lags between spatial pattern changes and species distribution changes in dynamic landscapes. *Landscape and Urban Planning*, **24**, 161–166.

Burel F, Baudry J (1994) Reaction of ground beetles to vegetation changes following grassland dereliction. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **15**, 401–415.

Burel F, Baudry J (1999) *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Editions Tec & Doc.

Burel F, Baudry J (2005) Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: the role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators*, **5**, 305–313.

Burel F, Baudry J, Butet A *et al.* (1998) Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta oecologica*, **19**, 47–60.

Burel F, Butet A, Delettre YR, de la Pena NM (2004) Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning*, **67**, 195–204.

Burnham KP, Anderson DR (1998) *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.

C

Caballero-López B, Bommarco R, Blanco-Moreno JM *et al.* (2012) Aphids and their natural enemies are differently affected by habitat features at local and landscape scales. *Biological Control*, **63**, 222–229.

Carriere Y, Ellsworth PC, Dutilleul P *et al.* (2006) A GIS-based approach for areawide pest management: the scales of *Lygus hesperus* movements to cotton from alfalfa, weeds, and cotton. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **118**, 203–210.

Castellazzi MS, Wood GA, Burgess PJ *et al.* (2008) A systematic representation of crop rotations. *Agricultural Systems*, **97**, 26–33.

Champeaux C (2006) *Recours à l'utilisation de pesticides en grandes cultures: evolution de l'indicateurs de fréquence de traitements au travers des enquêtes « pratiques culturales » du SCEES entre 1994 et 2001*. Rapport INRA-Ministère de l'agriculture et de la pêche.

Chaplin-Kramer R, O'Rourke ME, Blitzer EJ, Kremen C (2011) A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, **14**, 922–932.

Chapuis M-P, Estoup A (2007) Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular biology and evolution*, **24**, 621–631.

Clements DR, Shrestha A (2004) New dimensions in agroecology for developing a biological approach to crop production. In: *New Dimensions in Agroecology* (eds Clements DR, Shrestha A), pp. 1–20. Haworth Press, New York.

Clobert J, Le Galliard J-F, Cote J, Meylan S, Massot M (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, **12**, 197–209.

Clough Y, Kruess A, Kleijn D, Tscharrntke T (2005) Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography*, **32**, 2007–2014.

Cody ML (1985) *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, FL.

Cole LJ, McCracken DI, Dennis P *et al.* (2002) Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera : Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **93**, 323–336.

Cole LJ, McCracken DI, Downie IS *et al.* (2005) Comparing the effects of farming practices on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) and spider (Araneae) assemblages of Scottish farmland. *Biodiversity & Conservation*, **14**, 441–460.

Cortet J, Gillon D, Joffre R, Ourcival J-M, Poinot-Balaguer N (2002a) Effects of pesticides on organic matter recycling and microarthropods in a maize field: use and discussion of the litterbag methodology. *European journal of soil biology*, **38**, 261–265.

Cortet J, Ronce D, Poinot-Balaguer N *et al.* (2002b) Impacts of different agricultural practices on the biodiversity of microarthropod communities in arable crop systems. *European Journal of Soil Biology*, **38**, 239–244.

Coulon A, Guillot G, COSSON J-F *et al.* (2006) Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology*, **15**, 1669–1679.

Council of the European Union (2007) *Règlement (CE) N°834/2007 du conseil du 8 juin 2007 relatif à la production biologique et à l'étiquetage des produits biologiques et abrogeant le règlement (CEE) no2092/91. JO du 20/07/2007.*

Cressie NAC (1993) *Statistics for Spatial Data: Wiley Series in Probability and Statistics*. Wiley, New York.

D

Daily G (1997) Introduction: What are ecosystem services? In: *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press.

Dajoz R (2002) *Les Coléoptères carabidés et ténébrionidés: écologie et biologie*. Éditions Tec & Doc, Paris, France.

Damm S, Hadrys H (2012) A dragonfly in the desert: genetic pathways of the widespread *Trithemis arteriosa* (Odonata: Libellulidae) suggest male-biased dispersal. *Organisms Diversity & Evolution*, **12**, 267–279.

Dauber J, Purtauf T, Allspach A *et al.* (2005) Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 213–221.

DeFries RS, Foley JA, Asner GP (2004) Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 249–257.

Dempster AP, Laird NM, Rubin DB (1977) Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *Journal of the Royal statistical Society*, **39**, 1–38.

Desender K (1982) Ecological and faunal studies on Coleoptera in agricultural land. II. Hibernation of Carabidae in agro-ecosystems. *Pedobiologia*, 295–303.

Desender K, Serrano J (1999) A genetic comparison of Atlantic and Mediterranean populations of a saltmarsh beetle. *Belgian Journal of Zoology*, **129**, 83–94.

Desender KRC, Serrano J, Verdyck P (2000) Genetic diversity and wing polymorphism in the saltmarsh beetle *Pogonus chalceus*: an Atlantic-Mediterranean comparison. In: *Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles* (eds Brandmayr P, Lövei GL, Zetto Brandmayr T, Casale A, Vigna Taglianti A). Pensoft, Sofia.

Desender K, Small E, Gaublomme E, Verdyck P (2005) Rural–urban gradients and the population genetic structure of woodland ground beetles. *Conservation Genetics*, **6**, 51–62.

Desender K, Verdyck P (2001) Geographic scaling and genetic differentiation in two highly mobile European saltmarsh beetles. *Belgian journal of Zoology*, **131**, 31–42.

Diekötter T, Peter F, Jauker B, Wolters V, Jauker F (2014) Mass-flowering crops increase richness of cavity-nesting bees and wasps in modern agro-ecosystems. *Global Change Biology Bioenergy*, **6**, 219–226.

Van Dijk TS (1983) The influence of food and temperature on the amount of reproduction in carabid beetles. In: *The Synthesis of Field Study and Laboratory Experiment. Report of the Fourth Meeting of European Carabidologists*, pp. 105–123.

Dillon N, Austin AD, Bartowsky E (1996) Comparison of preservation techniques for DNA extraction from hymenopterous insects. *Insect Molecular Biology*, **5**, 21–24.

Dormann CF, McPherson JM, Araujo MB *et al.* (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609–628.

Drees C, Huefner S, Matern A, Neve G, Assmann T (2011) Repeated sampling detects gene flow in a flightless ground beetle in a fragmented landscape. *Hereditas*, **148**, 36–45.

Duelli P, Obrist MK (2003) Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 129–138.

Duflot R, Georges R, Ernoult A, Aviron S, Burel F (2014) Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **56**, 19–26.

Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 169–175.

Dupeyron A (2013) *Caractérisation des communautés de Coléoptères Carabidae au sein des paysages agricoles par une approche fonctionnelle*. AgroSup Dijon, Dijon.

E

Eigenbrod F, Hecnar SJ, Fahrig L (2008) The relative effects of road traffic and forest cover on anuran populations. *Biological conservation*, **141**, 35–46.

Eigenbrod F, Hecnar SJ, Fahrig L (2011) Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biological Conservation*, **144**, 298–305.

Elek Z, Drag L, Pokluda P, Čížek L, Berces S (2014) Dispersal of individuals of the flightless grassland ground beetle, *Carabus hungaricus* (Coleoptera: Carabidae), in three populations and what they tell us about mobility estimates based on mark-recapture. *European Journal of Entomology*, **111**, 000–000.

Ellsbury MM, Powell JE, Forcella F *et al.* (1998) Diversity and dominant species of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in crop rotation and chemical input systems for the Northern Great Plains. *Annals of the Entomological Society of America*, **91**, 619–625.

Erwin TL (1979) A review of the natural history and evolution of ectoparasitoid relationships in carabid beetles. In: *Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification* (eds Erwin TL, Ball GE, Whitehead GE, Halpern AL), pp. 479–484. Dr. W. Junk BV Publishers, The Hague, The Netherlands.

Eskenazi B, Bradman A, Castorina R (1999) Exposures of children to organophosphate pesticides and their potential adverse health effects. *Environmental health perspectives*, **107**, 409.

Everts JW, Aukema B, Hengeveld R, Koeman JH (1989) Side-effects of pesticides on ground-dwelling predatory arthropods in arable ecosystems. *Environmental Pollution*, **59**, 203–225.

Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, **81**, 117–142.

Eyre MD, Leifert C (2011) Crop and field boundary influences on the activity of a wide range of beneficial invertebrate groups on a split conventional/organic farm in northern England. *Bulletin of entomological research*, **101**, 135–144.

Eyre MD, Luff ML, Leifert C (2013) Crop, field boundary, productivity and disturbance influences on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the agroecosystem. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **165**, 60–67.

Eyre MD, Luff ML, Woodward JC (2003) Beetles (Coleoptera) on brownfield sites in England: An important conservation resource? *Journal of Insect Conservation*, **7**, 223–231.

F

Fadl A, Purvis G (1998) Field observations on the lifecycles and seasonal activity patterns of temperate carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) inhabiting arable land. *Pedobiologia*, **42**, 171–183.

Fadl A, Purvis G, Towey K (1996) The effect of time of soil cultivation on the incidence of *Pterostichus melanarius* (Illig.) (Coleoptera: Carabidae) in arable land in Ireland. *Annales Zoologici Fennici*, **33**, 207–214.

Fahrig L, Baudry J, Brotons L *et al.* (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, **14**, 101–112.

Fahrig L, Merriam G (1985) Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 1762–1768.

Fairbairn D, Desranleau L (1987) Flight threshold, wing muscle histolysis, and alary polymorphism: correlated traits for dispersal tendency in the Gerridae. *Ecological Entomology*, **12**, 13–24.

Firle S, Bommarco R, Ekbom B, Natiello M (1998) The influence of movement and resting behavior on the range of three carabid beetles. *Ecology*, **79**, 2113–2122.

Fletcher RJ, Acevedo MA, Robertson EP (2014) The matrix alters the role of path redundancy on patch colonization rates. *Ecology*, **95**, 1444–1450.

Foley JA, DeFries R, Asner GP *et al.* (2005) Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570–574.

Forman RT (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, **10**, 133–142.

Forman RT, Baudry J (1984) Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Environmental management*, **8**, 495–510.

Forman RT, Godron M (1981) Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience*, **31**, 733–740.

Forsythe TG (2000) *Ground beetles. Naturalists' handbooks 8*. The Richmond Publishing, Slough.

Fox J, Weisberg S (2011) *An R companion to applied regression*. Sage.

Franceschini G, Cannavacciuolo M, Burel F (1997) A geostatistical analysis of the spatial distribution of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in a woodlot. *European journal of soil biology*, **33**, 117–122.

Francis C, Lieblein G, Gliessman S *et al.* (2003) Agroecology: the ecology of food systems. *Journal of Sustainable Agriculture*, **22**, 99–118.

Francois O, Ancelet S, Guillot G (2006) Bayesian clustering using hidden Markov random fields in spatial population genetics. *Genetics*, **174**, 805–816.

Franzluebbers AJ, Hons FM, Zuberer DA (1995) Tillage and crop effects on seasonal dynamics of soil CO₂ evolution, water content, temperature, and bulk density. *Applied Soil Ecology*, **2**, 95–109.

Freemark K, Bert D, Villard M-A (2002) Patch-, landscape-, and regional-scale effects on biota. In: *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation* (ed Gutzwiller KJ). Springer, New York.

G

Gabriel D, Carver SJ, Durham H *et al.* (2009) The spatial aggregation of organic farming in England and its underlying environmental correlates. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 323–333.

Gadgil M (1971) Dispersal - Population consequences and evolution. *Ecology*, **52**, 253–&.

Gandon S (1999) Kin competition, the cost of inbreeding and the evolution of dispersal. *Journal of Theoretical Biology*, **200**, 345–364.

Ganguly A, Rock MJ, Prockop DJ (1993) Conformation-sensitive gel electrophoresis for rapid detection of single-base differences in double-stranded PCR products and DNA fragments: evidence for solvent-induced bends in DNA heteroduplexes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **90**, 10325–10329.

Garnier E, Cortez J, Billès G *et al.* (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.

Garratt MPD, Wright DJ, Leather SR (2011) The effects of farming system and fertilisers on pests and natural enemies: a synthesis of current research. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **141**, 261–270.

Gaublomme E, Dhuyvetter H, Verdyck P *et al.* (2003) Isolation and characterization of microsatellite loci in the ground beetle *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). *Molecular Ecology Notes*, **3**, 341–343.

Gaublomme E, Maebe K, Van Doninck K *et al.* (2013) Loss of genetic diversity and increased genetic structuring in response to forest area reduction in a ground dwelling insect: a case study of the flightless carabid beetle *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). *Insect Conservation and Diversity*, **6**, 473–482.

Gauffre B (2009) Flux géniques et dispersion chez un rongeur à démographie cyclique dans un paysage agricole intensif. Université de Montpellier 2, Montpellier.

Gauffre B, Estoup A, Bretagnolle V, Cosson JF (2008) Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Molecular Ecology*, **17**, 4619–4629.

Gauffre B, Mallez S, Chapuis M-P *et al.* (in prep.) Spatial heterogeneity in landscape structure influence dispersal and the genetic structure of populations: empirical evidence from a grasshopper in an agricultural landscape.

Geiger F, Waeckers FL, Bianchi FJJA (2009) Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *Biocontrol*, **54**, 529–535.

Giglio A, Ferrero EA, Perrotta E, Tripepi S, Brandmayr TZ (2003) Ultrastructure and comparative morphology of mouth-part sensilla in ground beetle larvae (Insecta, Coleoptera, Carabidae). *Zoologischer Anzeiger*, **242**, 277–292.

Gliessman SR (2007) *Agroecology: the ecology of sustainable food systems*. CRC Press.

Gobbi M, Fontaneto D (2008) Biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in different habitats of the Italian Po lowland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **127**, 273–276.

Goodwin BJ, Fahrig L (2002) Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 24–35.

- Gotelli NJ, Ellison AM (2002) Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, **99**, 591–599.
- Goubert C, Josso C, Louapre P, Cortesero AM, Poinot D (2013) Short- and long-range cues used by ground-dwelling parasitoids to find their host. *Naturwissenschaften*, **100**, 177–184.
- Graf RF, Bollmann K, Suter W, Bugmann H (2005) The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps. *Landscape Ecology*, **20**, 703–717.
- Gray TNE, Phan C, Long B (2010) Modelling species distribution at multiple spatial scales: gibbon habitat preferences in a fragmented landscape. *Animal Conservation*, **13**, 324–332.
- Green RE, Cornell SJ, Scharlemann JP, Balmford A (2005) Farming and the fate of wild nature. *Science*, **307**, 550–555.
- Greenwood PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140–1162.
- Grime JP (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26–31.
- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*, 1169–1194.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *The Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- Gros A, Hovestadt T, Poethke HJ (2008) Evolution of sex-biased dispersal: The role of sex-specific dispersal costs, demographic stochasticity, and inbreeding. *Ecological Modelling*, **219**, 226–233.
- Guillot G (2008) Inference of structure in subdivided populations at low levels of genetic differentiation-the correlated allele frequencies model revisited. *Bioinformatics*, **24**, 2222–2228.
- Guillot G, Estoup A, Mortier F, Cosson JF (2005a) A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics*, **170**, 1261–1280.
- Guillot G, Mortier F, Estoup A (2005b) GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 712–715.
- Guillot G, Santos F, Estoup A (2008) Analysing georeferenced population genetics data with Geneland: a new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface. *Bioinformatics*, **24**, 1406–1407.

H

Haenke S, Kovács-Hostyánszki A, Fründ J *et al.* (2014) Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance. *Journal of Applied Ecology*, n/a–n/a.

Hails RS (2002) Assessing the risks associated with new agricultural practices. *Nature*, **418**, 685–688.

Hall LS, Krausman PR, Morrison ML (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 173–182.

Halme E, Niemelä J (1993) Carabid beetles in fragments of coniferous forest. In: *Annales Zoologici Fennici*, pp. 17–30.

Hance TH, Gregoire-Wibo C, Lebrun P (1990) Agriculture and ground-beetles populations: the consequence of crop types and surrounding habitats on activity and species composition. *Pedobiologia*, **34**, 337–346.

Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular ecology notes*, **2**, 618–620.

Haschek C, Drapela T, Schuller N, Fiedler K, Frank T (2012) Carabid beetle condition, reproduction and density in winter oilseed rape affected by field and landscape parameters. *Journal of Applied Entomology*, **136**, 665–674.

Al Hassan D, Parisey N, Burel F *et al.* (2012) Relationship between landscape composition and the abundance of aphids and their natural enemies in crop fields. *European Journal of Environmental Sciences*, **2**.

Hatten TD, Bosque-Perez NA, Labonte JR, Guy SO, Eigenbrode SD (2007) Effects of tillage on the activity density and biological diversity of carabid beetles in spring and winter crops. *Environmental Entomology*, **36**, 356–368.

Heimbach U, Baloch AA (1994) Effects of three pesticides on *Poecilus cupreus* (coleoptera: carabidae) at different post-treatment temperatures. *Environmental Toxicology and Chemistry*, **13**, 317–324.

Hendrickx F, Maelfait J-P, Desender K *et al.* (2009) Pervasive effects of dispersal limitation on within-and among-community species richness in agricultural landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 607–616.

Henle K, Alard D, Clitherow J *et al.* (2008) Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe—A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **124**, 60–71.

Heydemann B (1955) *Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren*. Ber. 7. Wanderversamm. Deut. Entomol.

Hirota T (2004) The evolution of sex-biased dispersal by pre-dispersal copulation and fluctuating environment. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1115–1120.

Hof AR, Bright PW (2010) The impact of grassy field margins on macro-invertebrate abundance in adjacent arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **139**, 280–283.

Holderegger R, Di Giulio M (2010) The genetic effects of roads: a review of empirical evidence. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 522–531.

Holderegger R, Wagner HH (2008) Landscape genetics. *Bioscience*, **58**, 199–207.

Hole DG, Perkins AJ, Wilson JD *et al.* (2005) Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation*, **122**, 113–130.

Holland JM (2002) *The agroecology of carabid beetles*. Intercept Limited, Andover, UK.

Holland JM (2004) The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **103**, 1–25.

Holland JD, Bert DG, Fahrig L (2004) Determining the spatial scale of species' response to habitat. *BioScience*, **54**, 227–233.

Holland JM, Hewitt MV, Drysdale AD (1994) Predator populations and the influence of crop type and preliminary impact of integrated farming systems. *Aspects of Applied Biology*, **40**, 217–224.

Holland JM, Luff ML (2000) The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews*, **5**, 109–129.

Holland JM, Reynolds CJM (2003) The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia*, **47**, 181–191.

Holland JM, Thomas CFG, Birkett T, Southway S (2007) Spatio-temporal distribution and emergence of beetles in arable fields in relation to soil moisture. *Bulletin of Entomological Research*, **97**, 89–100.

Holland JM, Thomas CFG, Birkett T, Southway S, Oaten H (2005) Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 1140–1152.

Holt RD, Lawton JH, Polis GA, Martinez ND (1999) Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology*, **80**, 1495–1504.

Honek A (1988) The effect of crop density and microclimate on pitfall trap catches of Carabidae, Staphylinidae(Coleoptera), and Lycosidae(Araneae) in cereal fields. *Pedobiologia*, **32**, 233–242.

Honek A, Jarosik V (2000) The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, **97**, 517–526.

Honek A, Martinkova Z, Jarosik V (2003) Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal of Entomology*, **100**, 531–544.

Honek A, Saska P, Martinkova Z (2006) Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia experimentalis et applicata*, **118**, 157–162.

Horn HS, Mac Arthur RH (1972) Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology*, 749–752.

Hossfeld R (1963) Synökologischer Vergleich der Fauna von Winter-und Sommerrapsfeldern. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **52**, 209–254.

Van Huizen THP (1977) The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll.(Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, **29**, 27–41.

Van Huizen THP (1979) Individual and environmental factors determining flight in carabid beetles. In: *On the evolution of behaviour in Carabid beetles* (eds Den Boer P, Thiele H-U, Weber F), pp. 199–211. Miscellaneous papers, Agricultural University Wageningen.

Hunter MD (2002) Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, **4**, 159–166.

Al Hussein IA, Luebke M, Wetzel T (1991) Investigations on the influence of insecticides on the density of activity of carabid beetles (Col., Carabidae) in winter wheat. *Journal of applied entomology*, **112**.

Hutchinson GE (1951) Copepodology for the Onithologist. *Ecology*, **32**, 571–577.

I

INRA (2001) Du labour au semis direct : Enjeux agronomiques.

Irmmler U (2003) The spatial and temporal pattern of carabid beetles on arable fields in northern Germany (Schleswig-Holstein) and their value as ecological indicators. *Agriculture, ecosystems & environment*, **98**, 141–151.

Isaacs R, Tuell J, Fiedler A, Gardiner M, Landis D (2009) Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7**, 196–203.

Isaaks EH, Srivastava RM (1989) *Applied geostatistics*. Oxford University Press, New York.

J

Jeannel R (1942) *Coléoptères Carabiques II, Faune de France*. Lechevalier, Paris.

Jeanneret P, Schupbach B, Luka H (2003) Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **98**, 311–320.

Ji R, Xie B-Y, Li D-M, Li Z, Zeng X-C (2007) Relationships between spatial pattern of *Locusta migratoria manilensis* eggpods and soil property variability in coastal areas. *Soil Biology and Biochemistry*, **39**, 1865–1869.

Joannon A, Bro E, Thenail C, Baudry J (2008) Crop patterns and habitat preferences of the grey partridge farmland bird. *Agronomy for Sustainable Development*, **28**, 379–387.

Johnstone RA, Cant MA, Field J (2012) Sex-biased dispersal, haplodiploidy and the evolution of helping in social insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 787–793.

Jombart T, Devillard S, Balloux F (2010) Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC genetics*, **11**, 94.

Jonason D, Smith HG, Bengtsson J, Birkhofer K (2013) Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Landscape Ecology*, **28**, 487–494.

Jopp F, Reuter H (2005) Dispersal of carabid beetles - emergence of distribution patterns. *Ecological Modelling*, **186**, 389–405.

Jørgensen HB, Toft S (1997a) Role of granivory and insectivory in the life cycle of the carabid beetle *Amara similata*. *Ecological Entomology*, **22**, 7–15.

Jørgensen HB, Toft S (1997b) Food preferences, diet dependent fecundity and larval development in *Harpalus rufipes* (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia*, **41**, 307–315.

Judas M, Dornieden K, Strothmann U (2002) Distribution patterns of carabid beetle species at the landscape-level. *Journal of Biogeography*, **29**, 491–508.

K

Kallioniemi E, Zannese A, Tinker JE, Franco A (2014) Inter-and intra-specific differences in butterfly behaviour at boundaries. *Insect Conservation and Diversity*, **7**, 232–240.

Kamenova S (2013) Réseaux d'interactions, biodiversité et services éco-systémiques en milieu agricole : que nous apprennent les coléoptères carabiques ? Université de Poitiers, Rennes.

Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.

Keitt TH, Urban DL, Milne BT (1997) Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology*, **1**, 4.

Keller I, Excoffier L, Largiader CR (2005) Estimation of effective population size and detection of a recent population decline coinciding with habitat fragmentation in a ground beetle. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 90–100.

Keller I, Largiader CR (2003) Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270**, 417–423.

Keller I, Nentwig W, Largiader CR (2004) Recent habitat fragmentation due to roads can lead to significant genetic differentiation in an abundant flightless ground beetle. *Molecular Ecology*, **13**, 2983–2994.

Keymer JE, Marquet PA, Velasco-Hernández JX, Levin SA (2000) Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. *The American Naturalist*, **156**, 478–494.

Kirchner H (1960) Untersuchungen zur Ökologie feldbewohnender Carabiden. Köln.

Kleijn D, Baquero RA, Clough Y *et al.* (2006) Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecology letters*, **9**, 243–254.

Kleijn D, Berendse F, Smit R, Gilissen N (2001) Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature*, **413**, 723–725.

Klimeš P, Saska P (2010) Larval and adult seed consumption affected by the degree of food specialization in *Amara* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Applied Entomology*, **134**, 659–666.

Kotze DJ, Brandmayr P, Casale A *et al.* (2011) Forty years of carabid beetle research in Europe - from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *Zookeys*, 55–148.

Kotze DJ, Niemelä J, O'Hara RB, Turin H (2003) Testing abundance-range size relationships in European carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ecography*, **26**, 553–566.

Krogh PH, Griffiths B, Demšar D *et al.* (2007) Responses by earthworms to reduced tillage in herbicide tolerant maize and Bt maize cropping systems. *Pedobiologia*, **51**, 219–227.

Kromp B (1989) Carabid beetle communities (Carabidae, Coleoptera) in biologically and conventionally farmed agroecosystems. *Agriculture, ecosystems & environment*, **27**, 241–251.

Kromp B (1999) Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **74**, 187–228.

Kruess A, Tscharrntke T (2000) Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia*, **122**, 129–137.

Kuhn A, Copeland J, Cooley J *et al.* (2011) Modeling Habitat Associations for the Common Loon (*Gavia immer*) at Multiple Scales in Northeastern North America. *Avian Conservation and Ecology*, **6**, 4.

L

Lagisz M, Wolff K, Sanderson RA, Laskowski R (2010) Genetic population structure of the ground beetle, *Pterostichus oblongopunctatus*, inhabiting a fragmented and polluted landscape: Evidence for sex-biased dispersal. *Journal of Insect Science*, **10**, 105.

Landis DA, Wratten SD, Gurr GM (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, **45**, 175–201.

Lang A (2000) The pitfalls of pitfalls: a comparison of pitfall trap catches and absolute density estimates of epigeal invertebrate predators in arable land. *Anzeiger Fur Schadlingskunde-Journal of Pest Science*, **73**, 99–106.

Langmaack M, Land S, Buchs W (2001) Effects of different field management systems on the carabid coenosis in oil seed rape with special respect to ecology and nutritional status of predacious *Poecilus cupreus* L. (Col., Carabidae). *Journal of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie*, **125**, 313–320.

Larsson SG (1939) Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. In: *Entomologische Meddelelser. Bd. 20*. Kommission Hos P. Haase & Søn's Forlag, København.

Lazrak EG, Mari J-F, Benoit M (2010) Landscape regularity modelling for environmental challenges in agriculture. *Landscape Ecology*, **25**, 169–183.

Lee JC, Landis DA (2002) Non-crop habitat management for carabid beetles. In: *The agroecology of carabid beetles* (ed Holland JM), pp. 279–304. Intercept Limited, Andover, UK.

Legendre P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659–1673.

Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **15**, 237–240.

Lindroth CH (1992) *Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia: a zoogeographical study: Part 3. General analysis with a discussion on biogeographical principles*. Intercept Limited, Andover, UK.

Losey JE, Vaughan M (2006) The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, **56**, 311–323.

Lövei GL, Sunderland KD (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, **41**, 231–256.

Luff ML (1975) Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia*, **19**, 345–357.

Luff ML (1980) The biology of the ground beetle *Harpalus rufipes* in a strawberry field in Northumberland. *Annals of applied Biology*, **94**, 153–164.

Luff ML (1987) Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. *Agricultural Zoology reviews.*, **2**, 237–278.

Luff ML (2002) Carabid assemblage organization and species composition. In: *The agroecology of carabid beetles* (ed Holland JM). Intercept Limited, Andover, UK.

Luik A, Hanni L, Merivee E *et al.* (2005) Studies in environmentally friendly plant protection in Estonia. In: *NJF Report*, pp. 173–176.

Lundgren JG (2009) *Relationships of natural enemies and non-prey foods*. Springer.

Lys J-A, Nentwig W (1992) Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. *Oecologia*, **92**, 373–382.

M

MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology*, **42**, 594–598.

MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Macfadyen S, Muller W (2013) Edges in Agricultural Landscapes: Species Interactions and Movement of Natural Enemies. *Plos One*, **8**, e59659.

Mäder P, Fliessbach A, Dubois D *et al.* (2002) Soil fertility and biodiversity in organic farming. *Science*, **296**, 1694–1697.

Maestre FT, Rodriguez F, Bautista S, Cortina J, Bellot J (2005) Spatial associations and patterns of perennial vegetation in a semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. *Plant Ecology*, **179**, 133–147.

Maisonhaute J-É, Peres-Neto P, Lucas É (2010) Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **139**, 500–507.

Maitre d'Hôtel E, Pelegrin F (2012) *Les valeurs de la biodiversité : un état des lieux de la recherche française*. Rapport FRB, série expertise et synthèse.

Makarov KV, Bokhovko EE (2005) Continuity of chaetom pattern in *Brachinus*-larvae developing with hypermetamorphosis (Coleoptera: Carabidae). *Russian Entomological Journal*, **14**, 263–274.

Malausa T, Gilles A, Meglécz E *et al.* (2011) High-throughput microsatellite isolation through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries. *Molecular ecology resources*, **11**, 638–644.

Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 189–197.

Marchi C, Andersen LW, Loeschcke V (2013) Effects of land management strategies on the dispersal pattern of a beneficial arthropod. *PloS one*, **8**, e66208.

Marcus T, Assmann T, Durka W, Drees C (2013) A suite of multiplexed microsatellite loci for the ground beetle *Abax parallelepipedus* (Piller and Mitterpacher, 1783)(Coleoptera, Carabidae). *Conservation Genetics Resources*, **5**, 1151–1156.

Maris V (2006) *La protection de la biodiversité : entre science, éthique et politique*. Université de Montréal, Montréal, Québec.

Marrec R, Badenhauer I, Bretagnolle V *et al.* (2014a) Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **199**, 282–289.

Marrec R, Ruault S, Ribout C, Plantegenest M, Gauffre B (2014b) Isolation and characterization of eleven polymorphic microsatellite markers from the beneficial carabid beetle, *Poecilus cupreus* (Coleoptera: Carabidae), and genetic structuring among three populations from western France. *European Journal of Entomology*, **111**, 000–000.

Marshall EJP, Brown VK, Boatman ND *et al.* (2003) The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields*. *Weed research*, **43**, 77–89.

Marshall EJP, West TM, Kleijn D (2006) Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **113**, 36–44.

- Martenies SE, Perry MJ (2013) Environmental and occupational pesticide exposure and human sperm parameters: A systematic review. *Toxicology*, **307**, 66–73.
- Martin AE, Fahrig L (2012) Measuring and selecting scales of effect for landscape predictors in species-habitat models. *Ecological Applications*, **22**, 2277–2292.
- Matalin AV (2003) Variations in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova. *Pedobiologia*, **47**, 311–319.
- Matalin AV (2007) Typology of life cycles of ground beetles (coleoptera, carabidae) from western palaeartic. *Zoologicheskyy Zhurnal*, **86**, 1196–1220.
- Matalin AV (2008) Evolution of biennial life cycles in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Western Palaearctic. In: *Back to the roots and back to the future. Proceedings of XIII European Carabidologist Meeting, Blagoevgrad*, pp. 259–284.
- Matern A, Desender K, Drees C *et al.* (2009) Genetic diversity and population structure of the endangered insect species *Carabus variolosus* in its western distribution range: Implications for conservation. *Conservation Genetics*, **10**, 391–405.
- Matlack GR, Monde J (2004) Consequences of low mobility in spatially and temporally heterogeneous ecosystems. *Journal of Ecology*, **92**, 1025–1035.
- Matthysen E (2012) Multicausality of dispersal: a review (J Clobert, M Baguette, TG Benton, JM Bullock, Eds.). *Dispersal ecology and evolution*, 462.
- Mauremooto JR, Wratten SD, Worner SP, Fry GLA (1995) Permeability of hedgerows to predatory carabid beetles. *Agriculture, ecosystems & environment*, **52**, 141–148.
- McLaughlin A, Mineau P (1995) The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **55**, 201–212.
- Menalled FD, Lee JC, Landis DA (1999) Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields. *BioControl*, **43**, 441–456.
- Menalled FD, Smith RG, Dauer JT, Fox TB (2007) Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture, ecosystems & environment*, **118**, 49–54.
- Miguet P (2010) *Etude théorique de l'influence de la composition et de la configuration d'un paysage catégoriel sur la dynamique de populations de carabes*. Centre d'Etude Biologiques de Chizé.

Millenium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.

Monestiez P, Dubroca L, Bonnin E, Durbec J-P, Guinet C (2006) Geostatistical modelling of spatial distribution of *Balaenoptera physalus* in the Northwestern Mediterranean Sea from sparse count data and heterogeneous observation efforts. *Ecological Modelling*, **193**, 615–628.

N

Nei N (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.

Niehues F-J, Hockmann P, Weber F (1996) Genetics and dynamics of a *Carabus auronitens* metapopulation in the Westphalian Lowlands (Coleoptera, Carabidae). In: *Annales Zoologici Fennici*, pp. 85–96.

Niemelä J (2001) Carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) and habitat fragmentation: a review. *European Journal of Entomology*, **98**, 127–132.

Niemelä J, Spence JR (1999) Dynamics of local expansion by an introduced species: *Pterostichus melanarius* Ill.(Coleoptera, Carabidae) in Alberta, Canada. *Diversity and Distributions*, **5**, 121–127.

Niitepõld K, Mattila AL, Harrison PJ, Hanski I (2011) Flight metabolic rate has contrasting effects on dispersal in the two sexes of the Glanville fritillary butterfly. *Oecologia*, **165**, 847–854.

Noordhuis R, Thomas SR, Goulson D (2001) Overwintering populations of beetle larvae (Coleoptera) in cereal fields and their contribution to adult populations in the spring. *Pedobiologia*, **45**, 84–95.

O

Oberholzer F, Frank T (2003) Predation by the Carabid Beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* on Slugs and Slug Eggs. *Biocontrol Science and Technology*, **13**, 99–110.

Olofsson H, Ripa J, Jonzén N (2009) Bet-hedging as an evolutionary game: the trade-off between egg size and number. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **276**, 2963–2969.

Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DP, Shipley P (2004) MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**, 535–538.

Van Oosterhout C, Weetman D, Hutchinson WF (2006) Estimation and adjustment of microsatellite null alleles in nonequilibrium populations. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 255–256.

O'Rourke ME, Liebman M, Rice ME (2008) Ground beetle (Coleoptera : Carabidae) assemblages in conventional and diversified crop rotation systems. *Environmental Entomology*, **37**, 121–130.

Östman Ö, Ekbom B, Bengtsson J (2001) Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology*, **2**, 365–371.

P

Palma L, Beja P, Rodrigues M (1999) The use of sighting data to analyse Iberian lynx habitat and distribution. *Journal of Applied Ecology*, **36**, 812–824.

Parsa S, Ccanto R, Rosenheim JA (2011) Resource concentration dilutes a key pest in indigenous potato agriculture. *Ecological Applications*, **21**, 539–546.

Pasher J, Mitchell SW, King DJ *et al.* (2013) Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape ecology*, **28**, 371–383.

De la Pena NM, Butet A, Delettire Y, Morant P, Burel F (2003) Landscape context and carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **94**, 59–72.

Pérez-Espona S, Pérez-Barbería FJ, McLeod JE *et al.* (2008) Landscape features affect gene flow of Scottish Highland red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Ecology*, **17**, 981–996.

Perrin N, Mazalov V (2000) Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *The American Naturalist*, **155**, 116–127.

Petit S, Boursault A, Bohan DA (2014) Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *European Journal of Entomology*, **111**, 000–000.

Petit S, Burel F (1998) Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **69**, 243–252.

Pfiffner L, Luka H (2000) Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **78**, 215–222.

Pfiffner L, Luka H (2003) Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders - a paired farm approach. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 117–127.

Pickett STA, White PS (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, FL.

Pilon N, Cardarelli E, Bogliani G (2013) Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of rice field banks and restored habitats in an agricultural area of the Po Plain (Lombardy, Italy). *Biodiversity Data Journal*, **1**, e972.

Piper R, Williams IH (2004) Incidence and feeding activity of epigeic, predatory invertebrates within winter oilseed rape in the UK with comparisons between integrated and conventional crop management. *IOBC/wprs Bull*, **27**, 281–288.

Piry S, Chapuis M-P, Cruaud A, Gauffre B, Berthier K (in prep.) Cartographic Representation of Averaged Pairwise Information (CRAPI): a new exploratory tool to investigate spatial structure.

Porter J, Costanza R, Sandhu H, Sigsgaard L, Wratten S (2009) The value of producing food, energy, and ecosystem services within an agro-ecosystem. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **38**, 186–193.

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**, 945–959.

Puech C, Baudry J, Joannon A, Poggi S, Aviron S (2014) Organic vs. conventional farming dichotomy: Does it make sense for natural enemies? *Agriculture Ecosystems & Environment*, **194**, 48–57.

Pulliam HR (1988) Sources, sinks, and population regulation. *American naturalist*, 652–661.

Purtauf T, Dauber J, Wolters V (2004) Carabid communities in the spatio-temporal mosaic of a rural landscape. *Landscape and Urban Planning*, **67**, 185–193.

Purtauf T, Dauber J, Wolters V (2005a) The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, **142**, 458–464.

Purtauf T, Roschewitz I, Dauber J *et al.* (2005b) Landscape context of organic and conventional farms: influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **108**, 165–174.

Purvis G, Fadl A (1996) Emergence of Carabidae (Coleoptera) from pupation: A technique for studying the “productivity” of carabid habitats. *Annales Zoologici Fennici*, **33**, 215–223.

Purvis G, Fadl A (2002) The influence of cropping rotations and soil cultivation practice on the population ecology of carabids (Coleoptera: Carabidae) in arable land. *Pedobiologia*, **46**, 452–474.

Q

Quantum GIS Development Team (2012) Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.

Queller DC, Goodnight KF (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*, **43**, 258–275.

R

Raymond L, Sarthou J-P, Plantegenest M *et al.* (2014) Immature hoverflies overwinter in cultivated fields and may significantly control aphid populations in autumn. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **185**, 99–105.

R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ribeiro PJJ, Diggle PJ (2001) geoR: A package for geostatistical analysis. *R news*, **1**, 14–18.

Ribera I, Dolédec S, Downie IS, Foster GN (2001) Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, **82**, 1112–1129.

Ricci B, Franck P, Toubon J-F *et al.* (2009) The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology*, **24**, 337–349.

Riecken U, Rath U (1996) Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici*, **33**, 109–116.

Ritchie ME, Olff H (1999) Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, **400**, 557–560.

Robinson RA, Sutherland WJ (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 157–176.

Ronce O (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **38**, 231–253.

Ronce O, Perret F, Olivieri I (2000) Landscape dynamics and evolution of colonizer syndromes: interactions between reproductive effort and dispersal in a metapopulation. *Evolutionary Ecology*, **14**, 233–260.

Roschewitz I, Hucker M, Tschardt T, Thies C (2005) The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **108**, 218–227.

Rossi RE, Mulla DJ, Journel AG, Franz EH (1992) Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological monographs*, **62**, 277–314.

Roume A, Quin A, Raison L, Deconchat M (2011) Abundance and species richness of overwintering ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are higher in the edge than in the centre of a woodlot. *Eur. J. Entomol.*, **108**, 615–622.

Rousset F (2000) Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**, 58–62.

Rousset F (2008) genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular ecology resources*, **8**, 103–106.

Le Roux X, Barbault R, Baudry J *et al.* (2008) *Expertise scientifique collective UESC, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Ministère de l'Ecologie, du Développement et de l'Aménagement durables. Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertises Collectives. Chapitre 1.*

Ruesink JL, Srivastava DS (2001) Numerical and per capita responses to species loss: mechanisms maintaining ecosystem function in a community of stream insect detritivores. *Oikos*, **93**, 221–234.

Rusch A, Birkhofer K, Bommarco R, Smith HG, Ekbom B (2014) Management intensity at field and landscape levels affects the structure of generalist predator communities. *Oecologia*, **175**, 971–983.

Rusch A, Valantin-Morison M, Roger-Estrade J, Sarthou JP (2012) Using landscape indicators to predict high pest infestations and successful natural pest control at the regional scale. *Landscape and Urban Planning*, **105**, 62–73.

Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou J-P, Roger-Estrade J (2011) Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate. *Landscape Ecology*, **26**, 473–486.

Rutkowski R, Szczuka A, Zalewski M, Korczyńska J, Gryziak G (2011) Failure of microsatellite's cross-species amplification in common ground beetle *Pterostichus melanarius* (Illiger). *Baltic J Coleoptology*, **11**, 17–24.

S

Sander AC, Purtauf T, Holzhauer SIJ, Wolters V (2006a) Landscape effects on the genetic structure of the ground beetle *Poecilus versicolor* STURM 1824. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 245–259.

Sander A-C, Purtauf T, Wolters V, Dauber J (2006b) Landscape genetics of the widespread ground-beetle *Carabus auratus* in an agricultural region. *Basic and Applied Ecology*, **7**, 555–564.

Saska P, Honek A (2004) Development of the beetle parasitoids, *Brachinus explodens* and *B. crepitans* (Coleoptera : Carabidae). *Journal of Zoology*, **262**, 29–36.

Saska P, Honek A (2005) Development of the ground-beetle parasitoids, *Brachinus explodens* and *B. crepitans* (Coleoptera: Carabidae): effect of temperature. In: *European Carabidology 2003. Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting. DIAS Report*, pp. 267–274.

Saska P, Honek A (2008) Synchronization of a coleopteran parasitoid, *Brachinus* spp.(Coleoptera: Carabidae), and its host. *Annals of the Entomological Society of America*, **101**, 533–538.

Schallhart N, Wallinger C, Juen A, Traugott M (2009) Dispersal abilities of adult click beetles in arable land revealed by analysis of carbon stable isotopes. *Agricultural and Forest Entomology*, **11**, 333–339.

Schlein O, Büchs W (2004) Approaches to assess the importance of carnivorous beetles as predators of oilseed rape pests. *Integrated Protection in Oilseed Crops IOBC/wprs Bulletin*, **27**, 289–292.

Schmidt MH, Clough Y, Schulz W, Westphalen A, Tscharncke T (2006) Capture efficiency and preservation attributes of different fluids in pitfall traps. *Journal of Arachnology*, **34**, 159–162.

Schmidt KA, Earnhardt JM, Brown JS, Holt RD (2000) Habitat selection under temporal heterogeneity: exorcizing the ghost of competition past. *Ecology*, **81**, 2622–2630.

Schmidt MH, Lauer A, Purtauf T *et al.* (2003) Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270**, 1905–1909.

Schmidt MH, Thies C, Nentwig W, Tscharncke T (2008) Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, **35**, 157–166.

Schweiger O, Maelfait J-P, Wingerden W van *et al.* (2005) Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 1129–1139.

Science (2013) Special Issue - Smarter Pest Control. , 731.

Sebillotte M (1990) Le système de culture, un concept opératoire pour les agronomes. In: *Les systèmes de culture* (eds Combe L, Picard D). INRA Editions, Paris.

Shackelford G, Steward PR, Benton TG *et al.* (2013) Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biological Reviews*, **88**, 1002–1021.

Sharpe RM, Irvine DS (2004) How strong is the evidence of a link between environmental chemicals and adverse effects on human reproductive health? *Bmj*, **328**, 447–451.

Shrestha RB, Parajulee MN (2010) Effect of tillage and planting date on seasonal abundance and diversity of predacious ground beetles in cotton. *Journal of Insect Science*, **10**.

Skuhravy V (1957) Bewegungsareal einiger Carabidenarten. *Acta Societatis Entomologicae Cechoslovenicae*, **53**, 171–179.

Skuhravy V (1958) Einfluss landwirtschaftlicher Massnahmen auf die Phänologie der Feldcarabiden. *Folia Zoologicae*, **7**, 325–338.

Smith P, Olesen JE (2010) Synergies between the mitigation of, and adaptation to, climate change in agriculture. *Journal of Agricultural Science*, **148**, 543–552.

Soare TW, Kumar A, Naish KA, O'Donnell S (2014) Genetic evidence for landscape effects on dispersal in the army ant *Eciton burchellii*. *Molecular Ecology*, **23**, 96–109.

Sotherton NW (1984) The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland. *Annals of Applied Biology*, **105**, 423–429.

Speight MR, Lawton JH (1976) The influence of weed-cover on the mortality imposed on artificial prey by predatory ground beetles in cereal fields. *Oecologia*, **23**, 211–223.

Steffan-Dewenter I, Munzenberg U, Burger C, Thies C, Tscharnkte T (2002) Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, **83**, 1421–1432.

Stinner BR, House GJ (1990) Arthropods and other invertebrates in conservation-tillage agriculture. *Annual Review of Entomology*, **35**, 299–318.

Stoner KJL, Joern A (2004) Landscape vs. local habitat scale influences to insect communities from tallgrass prairie remnants. *Ecological Applications*, **14**, 1306–1320.

Storfer A, Murphy MA, Evans JS *et al.* (2007) Putting the “landscape” in landscape genetics. *Heredity*, **98**, 128–142.

Storfer A, Murphy MA, Spear SF, Holderegger R, Waits LP (2010) Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology*, **19**, 3496–3514.

Sunderland KD (2002) Invertebrate pest control by carabids. In: *The agroecology of carabid beetles* (ed Holland JM), pp. 165–214. Intercept Limited.

Sunderland KD, De Snoo GR, Dinter A *et al.* (1995) Density estimation for invertebrate predators in agroecosystems. In: *Arthropod natural enemies in arable land I. Density, spatial heterogeneity and dispersal* (eds Toft S, Riedell WE), pp. 133–162. Acta Jutlandica 70(2).

Sundström L, Keller L, Chapuisat M (2003) Inbreeding and sex-biased gene flow in the ant *Formica exsecta*. *Evolution*, **57**, 1552–1561.

Symondson WOC (2002) Diagnostic Techniques for Determining Carabid Diets. In: *The agroecology of carabid beetles* (ed Holland JM), pp. 137–164. Intercept Limited.

T

Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, **68**, 571–573.

Thenail C, Baudry J (2001) Modélisation des systèmes techniques agricoles contribuant aux dynamiques des structures paysagères : de la parcelle à l'exploitation agricole et au paysage. In: *Etude des changements d'utilisation et d'occupation du sol : échelles et modèles*, pp. 16–21. Presented at Séminaire de l'UMR 6554 du CNRS. LETG. Littoral, Environnement, Télédétection, Géomatique, Rennes, FRA.

Thenail C, Joannon A, Capitaine M *et al.* (2009) The contribution of crop-rotation organization in farms to crop-mosaic patterning at local landscape scales. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **131**, 207–219.

Thiele H-U (1964) Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. *Zoomorphology*, **53**, 537–586.

Thiele H-U (1977) *Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptation in physiology and behaviour*. Springer-Verlag., Berlin.

Thies C, Steffan-Dewenter I, Tscharrntke T (2003) Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, **101**, 18–25.

Thomas CFG, Brown NJ, Kendall DA (2006) Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **113**, 51–61.

Thomas CFG, Holland JM, Brown NJ (2002) The spatial distribution of carabid beetles in agricultural landscapes. In: *The agroecology of carabid beetles* (ed Holland JM), pp. 305–344. Intercept Limited, Andover, UK.

Thomas CFG, Parkinson L, Griffiths GJK, Garcia AF, Marshall EJP (2001) Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 100–116.

Thorbek P, Bilde T (2004) Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 526–538.

Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2–16.

Tilman D (1999) Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 5995–6000.

Tilman D, Cassman KG, Matson PA, Naylor R, Polasky S (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, **418**, 671–677.

Toft S, Bilde T (2002) Carabid diets and food value. In: *The agroecology of carabid beetles* (ed Holland JM), pp. 81–110. Intercept Limited, Andover, UK.

Trichard A, Alignier A, Biju-Duval L, Petit S (2013) The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and Applied Ecology*, **14**, 235–245.

Tscharntke T, Brandl R (2004) Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology*, **49**, 405–430.

Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology letters*, **8**, 857–874.

Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA *et al.* (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, **87**, 661–685.

Turner MG (1989) Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual review of ecology and systematics*, 171–197.

V

Vanbergen AJ, Woodcock BA, Koivula M *et al.* (2010) Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan-European study. *Ecological Entomology*, **35**, 226–235.

Vandermeer J, Perfecto I, Schellhorn N (2010) Propagating sinks, ephemeral sources and percolating mosaics: conservation in landscapes. *Landscape Ecology*, **25**, 509–518.

Vasseur C, Joannon A, Aviron S *et al.* (2013) The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **166**, 3–14.

Vermeulen H (1994) Corridor function of a road verge for dispersal of stenotopic heathland ground beetles Carabidae. *Biological Conservation*, **69**, 339–349.

Veromann E, Luik A, Kevvää R, Tarang T, Kruus M (2005) Pests and their natural enemies in the organic oilseed and turnip rape. In: *NJF Report*, pp. 99–102.

Veromann E, Tarang T, Kevvää R (2008) Insect pests and their natural enemies on spring oilseed rape in Estonia: impact of cropping systems. *Agricultural and food science*, **15**, 61–72.

W

- Wackernagel H (1995) *Multivariate geostatistics. An introduction with applications*. Springer, Berlin.
- Wallin H (1985) Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in cereal fields and adjacent habitats. *Pedobiologia*, **28**, 19–34.
- Wamser S, Diekoetter T, Boldt L, Wolters V, Dauber J (2012) Trait-specific effects of habitat isolation on carabid species richness and community composition in managed grasslands. *Insect Conservation and Diversity*, **5**, 9–18.
- Ward MJ, Ryan MR, Curran WS, Barbercheck ME, Mortensen DA (2011) Cover Crops and Disturbance Influence Activity-Density of Weed Seed Predators *Amara aenea* and *Harpalus pensylvanicus* (Coleoptera: Carabidae). *Weed Science*, **59**, 76–81.
- Warner DJ, Allen-Williams LJ, Warrington S, Ferguson AW, Williams IH (2008) Implications for conservation biocontrol of spatio-temporal relationships between carabid beetles and coleopterous pests in winter oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology*, **10**, 375–387.
- Watson D (2012) *Pesticide management and insecticide resistance*. Elsevier.
- Weibull A-C, Bengtsson J, Nohlgren E (2000) Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography*, **23**, 743–750.
- Weibull A-C, Östman Ö (2003) Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 349–361.
- Weibull A-C, Östman Ö, Granqvist Å (2003) Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity & Conservation*, **12**, 1335–1355.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution*, **38**, 1358–1370.
- Werling BP, Dickson TL, Isaacs R *et al.* (2014) Perennial grasslands enhance biodiversity and multiple ecosystem services in bioenergy landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 1652–1657.
- Werling BP, Gratton C (2008) Influence of field margins and landscape context on ground beetle diversity in Wisconsin (USA) potato fields. *Agriculture, ecosystems & environment*, **128**, 104–108.
- Westerberg L, Ostman O, Wennergren U (2005) Movement effects on equilibrium distributions of habitat generalists in heterogeneous landscapes. *Ecological Modelling*, **188**, 432–447.

Weyer J, Weinberger J, Hochkirch A (2012) Mobility and microhabitat utilization in a flightless wetland grasshopper, *Chorthippus montanus* (Charpentier, 1825). *Journal of Insect Conservation*, **16**, 379–390.

Wezel A, Soldat V (2009) A quantitative and qualitative historical analysis of the scientific discipline of agroecology. *International Journal of Agricultural Sustainability*, **7**, 3–18.

Wheatley M, Johnson C (2009) Factors limiting our understanding of ecological scale. *Ecological Complexity*, **6**, 150–159.

White SS, Renner KA, Menalled FD, Landis DA (2007) Feeding preferences of weed seed predators and effect on weed emergence.

Whittingham MJ (2007) Will agri-environment schemes deliver substantial biodiversity gain, and if not why not? *Journal of applied ecology*, **44**, 1–5.

Wiegand T, Moloney KA, Naves J, Knauer F (1999) Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *The American Naturalist*, **154**, 605–627.

Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional ecology*, **3**, 385–397.

Williams IH (2010) *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Springer.

Williams IH, Ferguson AW, Kruus M, Veromann E, Warner DJ (2010) Ground Beetles as predators of oilseed rape pests: incidence, spatio-temporal distributions and feeding. In: *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (ed Williams IH). Springer.

Willson MF (1974) Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 1017–1029.

Wilson EO (1988) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC.

Wilson AC, Massonnet B, Simon J-C *et al.* (2004) Cross-species amplification of microsatellite loci in aphids: assessment and application. *Molecular Ecology Notes*, **4**, 104–109.

Wimberly MC (2006) Species dynamics in disturbed landscapes: when does a shifting habitat mosaic enhance connectivity? *Landscape Ecology*, **21**, 35–46.

Winder L (2004) Marking by abrasion or branding and recapturing carabid beetles in studies of their movement. *International journal of pest management*, **50**, 161–164.

Winqvist C, Bengtsson J, Öckinger E *et al.* (2014) Species' traits influence ground beetle responses to farm and landscape level agricultural intensification in Europe. *Journal of Insect Conservation*, **in press**, 1–10.

With KA, Cadaret SJ, Davis C (1999) Movement responses to patch structure in experimental fractal landscapes. *Ecology*, **80**, 1340–1353.

Wood S (2006) *Generalized Additive Models: an Introduction with R*. CRC press.

Wratten SD, Bowie MH, Hickman JM *et al.* (2003) Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia*, **134**, 605–611.

Wu J, Loucks OL (1995) From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quarterly review of biology*, **70**, 439–466.

Y

Younie D, Armstrong G (1995) Botanical and invertebrate diversity in organic and intensively fertilised grassland. *Land Use and Biodiversity: The Role of Organic Farming*, 35–44.

Z

Zabel J, Tscharnkte T (1998) Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia*, **116**, 419–425.

Zalewski M, Dudek D, Godeau J-F, Maruszkiewicz M (2012) Stable isotopic research on ground beetles. Review of methods. *Baltic J Coleopterol*, **12**, 91–98.

Zaller JG, Moser D, Drapela T, Frank T (2009) Ground-dwelling predators can affect within-field pest insect emergence in winter oilseed rape fields. *BioControl*, **54**, 247–253.

Zangger A, Lys J-A, Nentwig W (1994) Increasing the availability of food and the reproduction of *Poecilus cupreus* in a cereal field by strip-management. *Entomologia experimentalis et applicata*, **71**, 111–120.

Zehnder G, Gurr GM, Kühne S *et al.* (2007) Arthropod pest management in organic crops. *Annu. Rev. Entomol.*, **52**, 57–80.

Zetto Brandmayr T, Bonacci T, Massolo A, Brandmayr P (2006) What is going on between aposematic carabid beetles? The case of *Anchomenus dorsalis* (Pontoppidan 1763) and *Brachinus sclopeta* (Fabricius 1792) (Coleoptera Carabidae). *Ethology Ecology & Evolution*, **18**, 335–348.

Zhang J, Drummond FA (1998) Effect of crop habitat and potato management practices on the population abundance of adult *Harpalus rufipes* (Coleoptera: Carabidae) in Maine. *Journal of agricultural entomology (USA)*.

Références bibliographiques

Zhang W, Ricketts TH, Kremen C, Carney K, Swinton SM (2007) Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological economics*, **64**, 253–260.

Annexes

Annexe A

Epreuves de l'article « Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape » publié dans *Agriculture, Ecosystems and Environment* (2014)



Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape



Ronan Marrec^{a,b,*}, Isabelle Badenhauer^{a,b,c}, Vincent Bretagnolle^{a,b},
Luca Börger^{a,b,d,e}, Marilyn Roncoroni^{a,b,c}, Nadine Guillon^a, Bertrand Gauffre^{a,b,c}

^aCEBC, UMR 7372CNRS – Université de La Rochelle, F-79360 Villiers en Bois, France

^bLTER, ZA Plaine & Val de Sèvre, CNRS-CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

^cINRA, USC 1339CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

^dIGEPP, UMR 1349 INRA – Agrocampus Ouest, F-35653 Le Rheu, France

^eDepartment of Biosciences, College of Science, Swansea University, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, UK

ARTICLE INFO

Article history:

Received 10 June 2014

Received in revised form 30 September 2014

Accepted 1 October 2014

Available online 20 October 2014

Keywords:

Carabidae

Brachinus sclopeta

Poecilus cupreus

Distribution shift

Oilseed rape

Winter habitat

ABSTRACT

This study investigated how crop type and crop succession influence the distribution and the dynamics of abundance of two dominant carabid beetle species (*Poecilus cupreus* and *Brachinus sclopeta*) at two critical stages of their life cycle: the spring reproductive and overwintering periods. The study was conducted over 9 years in an agricultural landscape of western France using both pitfall and emergence traps located within and in the margins of fields of the five dominant crops in the study area. The two carabid species used crop and non-crop habitat types differently during the reproductive period and while overwintering, suggesting two different strategies of habitat use. Both species used within-field areas during the spring reproductive period. However, *B. sclopeta* was only active in oilseed rape while *P. cupreus* was also active in the other crops. Overall, data suggested a beneficial role of oilseed rape for both species. *B. sclopeta* emergence from overwintering occurred predominantly in the margins of fields cropped with oilseed rape the previous year. *P. cupreus* used both margins and within field areas as overwintering habitats. Results suggest that inter-field movements and active selection rather than differences in survival rates may explain distribution and abundance dynamics of these two carabid species in agricultural landscapes.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Carabid beetles play an important role in agriculture as natural enemies of pests or as elements of trophic chains sustaining biodiversity (Thiele, 1977). Carabid communities in crops are usually numerically dominated by a few species, which may drive ecosystem functioning (Holland and Luff, 2000; Luff, 2002). However, information on the basic ecology of individual species is relatively scant and contradictory for even the most common species (Thomas et al., 2001). Indeed, most studies on carabid beetles investigated the diversity and abundance of the whole community. Detailed understanding of species distribution among habitats at the different life stages can provide insights into their ecological requirements, possibly allowing to better adapt crop protection strategies and/or help design ecological strategies of

management through environmental engineering (Landis et al., 2000; Vasseur et al., 2013; Raymond et al., 2014).

Agricultural landscapes consist of a mosaic of habitat patches whose suitability may be good, moderate or hostile to a given species (Fahrig et al., 2011). This functional representation of patch suitability includes the heterogeneity of the cultivated mosaic which results from the diversity of crops (Vasseur et al., 2013). Crops provide different environmental conditions and food availability which are two of the most important factors influencing carabid beetle distribution (Luff, 1987; Holland, 2002; Thomas et al., 2002). In addition, crops also differ in the intensity and timing of management practices, such as soil tillage and harvesting, which are determined by crop successions (Joannon et al., 2008). Agricultural practices have been shown to influence carabid beetle abundance either directly, through mortality and emigration, or indirectly, by affecting local microhabitat conditions (Kromp, 1999; Cole et al., 2002; Thorbek and Bilde, 2004; Hatten et al., 2007). Accordingly, studies which investigated the effect of crop management practices on the species composition of carabid communities concluded that the

* Corresponding author. Tel.: +33 5 49 09 35 51.
E-mail address: ronanmarrec@yahoo.fr (R. Marrec).

crop type was one of the most influential factors (Booij and Noorlander, 1992; Weibull and Östman, 2003; Eyre et al., 2013). In addition, many species use non-crop habitats at critical moments of their annual life cycle. Adults of spring-summer breeding species often overwinter in boundary structures or grassland habitats and re-colonize crop fields in spring (Lee and Landis, 2002; Geiger et al., 2009). Hence, over their lifetime, individuals can use different habitat types including both crop and non-crop habitats (Bommarco, 1998a) and the dynamics of cropped habitats within the landscape may induce distribution shifts among habitat patches (Thomas et al., 2002; Holland et al., 2005). While many studies have addressed the role of non-crop habitats as alternative and overwintering habitats (e.g., Lys and Nentwig, 1992; Pffiffer and Luka, 2000; Hof and Bright, 2010), few have taken into account the influence of the crop type they were bordering (e.g., Eyre and Leifert, 2011; Eyre et al., 2013) nor the role of annual crops as transient habitats (Vandermeer et al., 2010; Vasseur et al., 2013) to explain species' spatial dynamics.

The aim of the present study was to investigate how spring-breeding carabids use different habitats in the farmland landscape mosaic to complete their annual life cycle. Focusing on two numerically dominant carabid species of agroecosystems in western France, *Poecilus cupreus* (L.) and *Brachinus sclopeta* (Fabricius) (Jeannel, 1942) two crucial life stages were considered, i.e., overwintering and spring reproductive periods. *P. cupreus* is a typical polyphagous predator in arable lands (e.g., Langmaack et al., 2001) associated with many crops (e.g., winter cereals: Heyde-mann, 1955; Luik et al., 2005 clover: Luik et al., 2005 oilseed rape: Hossfeld, 1963; Schlein and Büchs, 2004; Veromann et al., 2005 pea: Holland et al., 2005). *B. sclopeta* is a bombardier beetle, a genus described as ectoparasitoid of other insects (Erwin, 1979). *B. sclopeta* is characterized as an open habitat species (Zetto Brandmayr et al., 2006) but its ecology is largely unknown. Both species overwinter as adults and reproduce in spring (Matalin, 2007; Pilon et al., 2013). *P. cupreus* overwinters in the soil of crop and non-crop habitats (Wallin, 1985; Holland and Reynolds, 2003),

while *B. sclopeta* was reported to overwinter over ground, forming aggregates under heavy stones in open lands with sparse vegetation (Bonacci et al., 2004). They are macropterous, with well-developed wing muscles (Bommarco, 1998b; Hendrickx et al., 2009; Pilon et al., 2013), although *P. cupreus* is more likely to disperse by walking (Wallin, 1985). We assessed the distribution and abundance of the different stages of the species within cropped fields and their immediate environment (field margins) according to (i) the current crop type and (ii) the crop type in the previous year. It was hypothesized that carabid abundance in a crop type in a given year will impact the distribution and abundance of species in the crop type of the following year along the crop succession (Holland and Reynolds, 2003). Crop rotation and associated agricultural practices, however, may induce rapid distribution shifts and thus are expected to mitigate the influence of previous crop type. As carabid beetle abundance fluctuates widely from year to year and can vary within and between fields (Thomas et al., 2001; Holland et al., 2004, 2005), any reliable knowledge of crop influence should be based on long-term observations carried out simultaneously in many fields of each crop. In the present study, data from surveys carried out over 9 years in 734 fields located in a 430 km² study area (including about five hundred farms) were analysed.

2. Materials and methods

The study was conducted in the LTER Zone-Atelier “Plaine et Val de Sèvre” covering an area of 430 km² in western France (46.23°N, 0.41°W) and dedicated to cereal crop production. Since 1995, land use has been recorded annually for each field and mapped with a geographical information system (ArcGis 9.2 – ESRI Redlands, CA, USA). Perennial crops represented 11.9% ± 0.3 of the total area of the study site (mean value ± SE from 2005 to 2013) including grasslands (8.5% ± 0.4) and alfalfa (3.4% ± 0.3). From 2005 to 2013, annual crops were dominated by winter cereals (36.9% ± 0.4 of the total area), sunflower (10.8% ± 0.5) and oilseed rape (10.1% ± 0.7).

Table 1
Description of the dataset.

	Year	Nb traps	Trap location	Sampling dates	NSes	Number of sampled fields per crop						
						Alfalfa	Grassland	WC/OSR	WC/Sun	OSR/WC	Sun/WC	WC/WC
Pitfall traps	2005	3	F	13th May–8th July	5	4	1	2	3	1	1	0
	2006	3	F	29th April–28th June	3	5	4	3	1	2	0	0
	2007	3	F	31st May–28th June	2	6	3	4	1	2	1	0
	2008	3	F	2nd June–30th June	2	5	5	4	2	1	1	0
	2009	03–Apr	F/M	27th April–18th July	01–Mar	61	56	5	6	37	35	61
	2010	03–Apr	F/M	7th June–10th July	01–Feb	67	44	5	2	25	34	49
	2011	4	F/M	2nd May–1st July	03–Apr	15	5	10	13	3	6	4
	2012	4	F/M	27th April–6th July	04–Jun	14	5	14	9	5	17	11
	2013	4	F/M	7th May–6th July	3	11	0	10	3	10	10	10
	Total number of traps (margin/field)					197/804	117/457	91/316	51/247	102/307	173/434	171/491
Emergence traps	2012	2	F/M	10th April–16th July	6	4	–	8	–	5	14	10
	2013	3	F/M	5th April–5th July	6	10	–	7	–	10	10	9
	Total number of traps (margin/field)					Nov-20	–	13/16	–	13/21	23/29	16/21

Year: trapping year; Nb traps: number of traps per field; trap location: trap location within the field (F) or in field margin (M); sampling dates; NSes: number of trapping sessions per trap; number of sampled fields per crop: perennial crops (Alfalfa, Grassland) and annual crops named according to the previous crop (see Section 2.1) (WC: winter cereal; Sun: sunflower, OSR: oilseed rape).

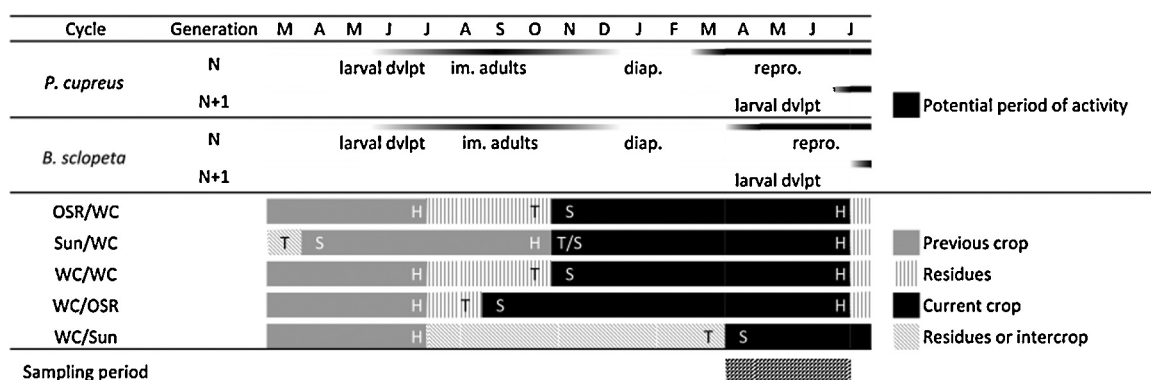


Fig. 1. Timeline summarizing the life cycle of *P. cupreus* and *B. sclopeta*, and the phenology of the two-year crop successions investigated. For carabid species: im. adults: immature adults; diap.: winter diapause; reproto.: reproductive period; larval dvlpt: larval development period. For crop successions: T: tillage; S: sowing; H: harvesting.

Other main land uses were urban areas ($9.3\% \pm 0.3$) and woodland ($2.9\% \pm 0.1$), with other crop types accounting for $18.2\% \pm 3.4$ of the land use.

2.1. Experimental design and sampling technique

First, in order to assess spring activity–density (AD) according to habitat and crop type, carabid beetles were sampled using pitfall traps, the standard method to estimate AD during their activity period (Thiele, 1977). The five dominant crops (alfalfa, grassland, oilseed rape, sunflower and winter cereal), accounting for almost 80% of the arable land use, were sampled from 2005 to 2013 (Table 1). In our sample of fields, oilseed rape and sunflower were always preceded by winter cereals (WC/OSR and WC/Sun respectively), and winter cereal by oilseed rape (OSR/WC), sunflower (Sun/WC) or winter cereal (WC/WC) (Fig. 1). These 2-year crop successions were dominant over the study site (Lazrak et al., 2010). Grassland and alfalfa were classified according to their age deduced from the GIS database (from 1 to +4 years of age). The number of fields sampled in each year and for each succession ranged from 1 to 61 (Table 1). The sampling design varied slightly from year to year, as detailed below. The number of pitfall traps per field ranged from 3 to 4 according to the year. From 2005 to 2013, three pitfall traps were placed between 10 and 30 m from the field margin and at 10 m from each other. From 2009 to 2013, one additional trap was placed in the grassy field margin. Traps were filled with a 50% preservative solution of ethylene glycol (2005–

2010), monopropylene glycol (2009 and 2010) or ethanol (2011–2013). Change in preservative solution was reported to affect catch probability (Luff, 1975; Schmidt et al., 2006). Here, the different preservative solutions used impacted AD but the differences among crops were robust for this bias (data not shown). The number of sampling sessions depended on the year and sampling occurred from late April to mid-July (Table 1). Pitfall traps were left in place for five (2005–2010) or four (2011–2013) trapping-effective days and, for a given year, were set up at the same location for all sessions.

Second, to determine overwintering location of carabid beetles, emergence traps were set up within fields (1 in 2012, 2 in 2013) and in field margins (one trap) to collect post-overwintering emerging adults. Emergence traps were set up at the end of March (81 in 2012 and 102 in 2013; see Table 1) in alfalfa, winter cereal (OSR/WC, Sun/WC, WC/WC), and oilseed rape (WC/OSR) (Table 1) to investigate the influence of habitat type. The emergence trap method consisted of hermetically sealing a soil area to collect all emerging insects, while preventing both emigration and immigration. Insects were caught in one collection bottle and one pitfall trap per emergence trap, both filled with a 70% preservative solution of ethanol. This sampling method has been shown to be efficient to estimate absolute density of ground-dwelling arthropods (Sunderland et al., 1995). The area of each trap was 0.36 m^2 (Soil Emergence trap 96 \times 26 mesh, Black, MegaView Science Co., Ltd., Taichung, Taiwan). Traps were emptied every fortnight from early April to mid-July (Table 1), covering most of the adult

Table 2

GLMM statistical models (full and selected models) used to study *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD (from pitfall traps; Models 1–6) and emergence density (from emergence traps; Models 7 and 8). Only fixed effects are shown.

Model	TL	Crops	Sampling years	Species	Full model	Selected model
1	F/M	WC, OSR, Sun, Alf, Grass	2009–2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	$TL \times (JD + JD^2)$	$TL \times (JD + JD^2)$
2	M	WC, OSR, Sun, Alf, Grass	2009–2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	$Crop \times (JD + JD^2)$	$Crop + JD$ $Crop \times (JD + JD^2)$
3	F	WC, OSR, Sun, Alf, Grass	2005–2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	$Crop \times (JD + JD^2)$	$Crop \times (JD + JD^2)$
4	F	Alf, Grass	2005–2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	$Crop \times age \times (JD + JD^2)$	$(Crop + age) \times (JD + JD^2)$ $Crop \times Age \times (JD + JD^2)$
5	M	WC	2009–2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	$Previous\ crop \times (JD + JD^2)$	$Previous\ crop \times (JD + JD^2)$ Null
6	F	WC	2005–2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	$Previous\ crop \times (JD + JD^2)$	$Previous\ crop \times (JD + JD^2)$ Null
7	F/M	WC, OSR, Alf	2012–2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	$Crop \times TL + year$	$Crop \times TL + year$
8	F/M	WC	2012–2013	<i>P. cupreus</i> <i>B. sclopeta</i>	$Previous\ crop \times TL + year$	$Previous\ crop \times TL$

TL: trap location (within the field (F) or in field margin (M)); crops: sampled crop used in given model (WC: winter cereal; OSR: oilseed rape; Sun: sunflower; Alf: alfalfa; Grass: grassland). In model formulae: crop: sampled crop; previous crop; TL: trap location; JD: scaled Julian date; JD^2 : squared JD; age: age of perennial crops (in year); year: sampling year.

emergence period. Carabid beetles were stored in the lab in a 96° ethanol solution and identified at the species level.

2.2. Statistical analyses

Habitat and crop succession influence on carabid AD was analyzed using generalized linear mixed effect models (GLMM) with Poisson distribution and a log-link function, using the package *lme4* (Bates and Maechler, 2013) in R 3.0.2 (R Core Team, 2013). AD of *P. cupreus* and *B. sclopeta* were modeled separately as the response variable using the number of individuals caught in a pitfall trap. Six models were fitted to test our hypotheses (Models 1 to 6 – Table 2). Three random intercepts were included in all models to account for the sampling design: the field identity ($N=660, 572, 672, 299, 290$ and 296 levels respectively for Models 1–6), a single factor combining the sampling year and preservative solution used (as it could influence catch probability, see Luff, 1975; Schmidt et al., 2006) (Model 1: $N=7$ levels, Model 2 and 5: $N=5$; Model 3, 4 and 6: $N=11$), and an observation level factor (to account for overdispersion). Furthermore, to account for changes in the consistency of the pattern across years, a random slope for the seasonal variation was included in all models. Seasonal variation was considered as the Julian date (JD) as a quadratic covariate, using a two-degree scaled polynomial (scaled with mean = 0) ($\text{date} = \text{JD} + \text{JD}^2$). Finally, to account for differences in the number of trapping days between years, sampling effort was included as an offset on a log scale in all models. In all models, the date was included as a quadratic covariate. Two-way interactions were systematically added between the date and all other fixed effects in all models.

The effect of pitfall trap location (TL) (within field vs. grassy field margin) on the spring dynamics of *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD was first tested using the whole dataset (Model 1). In a second step, crop type effect on the dynamics of *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD was tested, (i) in field margins (Model 2), and (ii) within fields (Model 3) of all crops pooled. Finally, the effect of crop succession was modeled separately for perennial and annual crops. In Model 4 the age effect of perennial crops was tested within field and included as an interacting covariate with crop and date effects. Models 5 and 6 tested for the influence of the previous crop (oilseed rape, sunflower or winter cereal) on the dynamics of carabid AD in field margins and within fields of winter cereal, respectively. The effect of the previous crop was only tested in winter cereal because the other annual crops were always preceded by winter cereal in the dataset (see Section 2.1).

A backward stepwise selection procedure was used for all models: the full model was simplified step-by-step by removing the most non-significant interaction terms and explanatory variables, using maximum likelihood ratio tests (Type II Wald chi square tests) in the R package *car* (function *Anova*; Fox and Weisberg, 2011). P was set to 0.10 for variable selection (in order to include marginally significant variables in the selected models) and to 0.05 for variable significance (Table 2).

To investigate the influence of habitat and crop succession on carabid emergences, GLMM models with a Poisson distribution and log-link function were also used. Emergences from early April to the beginning of June were pooled (i.e., sessions one to four), thus excluding data collected thereafter because many traps were destroyed in June 2013 by violent thunderstorms. In the undamaged emergence traps, these four first sessions included 88.9% and 83.3% of the total *P. cupreus* and *B. sclopeta* individuals respectively. Data considered were the number of individuals caught in an emergence trap for each species separately. For each species, two models were fitted to test our hypotheses (Table 2). The field identity and observation level factor were included as random effects in all models. The sampling year was included as a

fixed additive factor in all models. Crop type (alfalfa, oilseed rape and winter cereal) and trap location (TL) (two-way interaction included) were first tested (Model 7). Secondly, Model 8 tested for the influence of the previous crop (oilseed rape, sunflower or winter cereal) and TL (two-way interaction included) on emergences in winter cereal fields. As for pitfall trap data, the effect of the previous crop was only tested in winter cereal because the other annual crops were always preceded by winter cereal in the dataset (see Section 2.1). The same methodology as for pitfall trap data was used for variable selection and for parameter significance (Table 2).

Table 3

Values and significance of Type II Wald chi square tests realized on fixed effects selected in each of the final tested models after the backward stepwise selection procedure (see Table 2). P was set to 0.10 for variable selection.

	Fixed effects	<i>P. cupreus</i>		<i>B. sclopeta</i>	
		Chisq	$P(>\text{Chisq})$	Chisq	$P(>\text{Chisq})$
Model 1	JD	2.57	0.11	8.63	0.003
	JD ²	0.21	0.65	8.97	0.003
	TL	0.46	<0.001	87.54	<0.001
	JD:TL	1.3	0.25	19.58	<0.001
	JD ² :TL	52.57	<0.001	206.4	<0.001
Model 2	JD	31.45	<0.001	3.71	0.05
	JD ²	–	–	5.52	0.02
	Crop	30.8	<0.001	10.84	0.03
	JD:crop	–	–	10.14	0.04
	JD ² :crop	–	–	9.48	0.05
Model 3	JD	2.4	0.12	7.66	0.006
	JD ²	0.58	0.44	8.92	0.003
	Crop	63.66	<0.001	112.35	<0.001
	JD:crop	116.46	<0.001	25.77	<0.001
	JD ² :crop	120.23	<0.001	21.89	<0.001
Model 4	JD	19.01	<0.001	0.01	0.95
	JD ²	0.72	0.39	5.15	0.02
	Crop	55.37	<0.001	27.33	<0.001
	Age	0.02	0.89	0.09	0.76
	JD:crop	51.12	<0.001	44	<0.001
	JD ² :crop	85.21	<0.001	36.37	<0.001
	JD × age	21.07	<0.001	46.36	<0.001
	JD ² × age	22	<0.001	22.24	<0.001
	Crop × age	–	–	3.12	0.08
	JD × crop:age	–	–	4.9	0.03
	JD ² × crop:age	–	–	28.55	<0.001
Model 5	JD	2.94	0.09	–	–
	JD ²	1.03	0.31	–	–
	Previous crop	1.17	0.56	–	–
	JD × previous Crop	3.35	0.19	–	–
	JD ² × previous Crop	6.33	0.04	–	–
Model 6	JD	18.94	<0.001	–	–
	JD ²	2.56	0.11	–	–
	Previous crop	2.37	0.31	–	–
	JD × previous Crop	9.53	0.009	–	–
	JD ² × Previous Crop	10.61	0.005	–	–
Model 7	Crop	1.85	0.4	3.18	0.2
	TL	0.09	0.77	181.97	<0.001
	Crop × TL	7.3	0.007	5.46	0.07
	Year	5.03	0.08	5.35	0.02
Model 8	Previous crop	2.84	0.24	20.07	<0.001
	TL	0.09	0.76	16.85	<0.001
	Previous crop × TL	10.37	0.006	34.45	<0.001

In model formulae: crop: sampled crop; Previous crop; TL: trap location; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; age: age of perennial crops (in year); year: sampling year.

3. Results

A total of 18536 individuals of *P. cupreus* and 10,765 of *B. sclopeta* were collected in pitfall traps between 2005 and 2013. The two species accounted for more than 50% of the total activity density (AD) in pitfall traps (Appendix A). The number of individuals caught per trap (observed mean \pm SE; all crop types combined) fluctuated among years, with a minimum in 2013 for both species (*P. cupreus*: 1.07 ± 0.19 ; *B. sclopeta*: 0.73 ± 0.18) and a maximum in 2008 for *P. cupreus* (15.10 ± 2.15) and 2005 for *B. sclopeta* (16.12 ± 6.04) respectively. With the emergence traps, a total of 98 *P. cupreus* and 390 *B. sclopeta* were trapped between early April and early June in 2012 and 2013.

The AD of *P. cupreus* was significantly higher in traps located within fields than in traps located in field margins (observed mean \pm SE: 6.08 ± 0.27 and 1.97 ± 0.20 within fields and in margins, respectively – Model 1, Tables 2 and 3). In addition, the dynamics of *P. cupreus* AD differed according to trap location (Table 3). For *B. sclopeta* instead, there was no overall significant AD difference between trap locations (Model 1, Tables 2 and 3), but the temporal dynamics of AD differed between locations with steeper increases within fields than in field margins during the spring. Analyses were performed to further investigate the dynamics of AD of both carabid species within fields and in field margins separately.

The temporal dynamics of *P. cupreus* AD had the same pattern in all crop margins and decreased significantly from the beginning of the trapping period to the end (Fig. 2a – Model 2, Tables 2 and 3). AD differed significantly between crops, being highest in sunflower margins and lowest in grassland margins (Fig. 2a; Table 3). *B.*

sclopeta AD in field margins was almost zero and did not vary among crops (Model 2, Tables 2 and 3)

Within fields, *P. cupreus* AD and its dynamics varied significantly among crops (Model 3, Tables 2 and 3). The highest AD was in oilseed rape during the whole trapping period and was more than twice higher than in all other crops (Fig. 2b). Among the other crops, *P. cupreus* AD was maximal in alfalfa and was null in grassland fields (Fig. 2b). In alfalfa and winter cereal, the highest AD was at the beginning of the trapping period. Then, AD decreased continuously in alfalfa while the decrease started from mid-May in winter cereal. In oilseed rape and sunflower, *P. cupreus* AD increased during spring, peaked from the end of May to mid-June and then decreased. As for *P. cupreus*, *B. sclopeta* AD and its dynamics varied significantly among crops (Model 3, Tables 2 and 3). *B. sclopeta* individuals were almost exclusively trapped in oilseed rape fields (Fig. 2c) where AD increased importantly until mid-June and then declined.

P. cupreus AD and its dynamics did not vary with the age of alfalfa and grassland (Model 4, Tables 2 and 3). *B. sclopeta* AD tended to decrease with age of perennial crops (Model 4, Table 3). Neither Tables 2 and 3).

Distribution of overwintering *P. cupreus* was influenced neither by the crop nor by the trap location (Model 7, Tables 2 and 3). *B. sclopeta* emerged mainly in field margins (Model 7, Tables 2 and 3), whatever the crop (Table 3).

P. cupreus overwintering densities were low in winter cereals, both within the fields and in their margins and irrespective of the previous crop type. High densities of *B. sclopeta* emerged in OSR/WC field margins (Model 8, Table 2 and 3), while almost no emergence occurred elsewhere (Fig. 3).

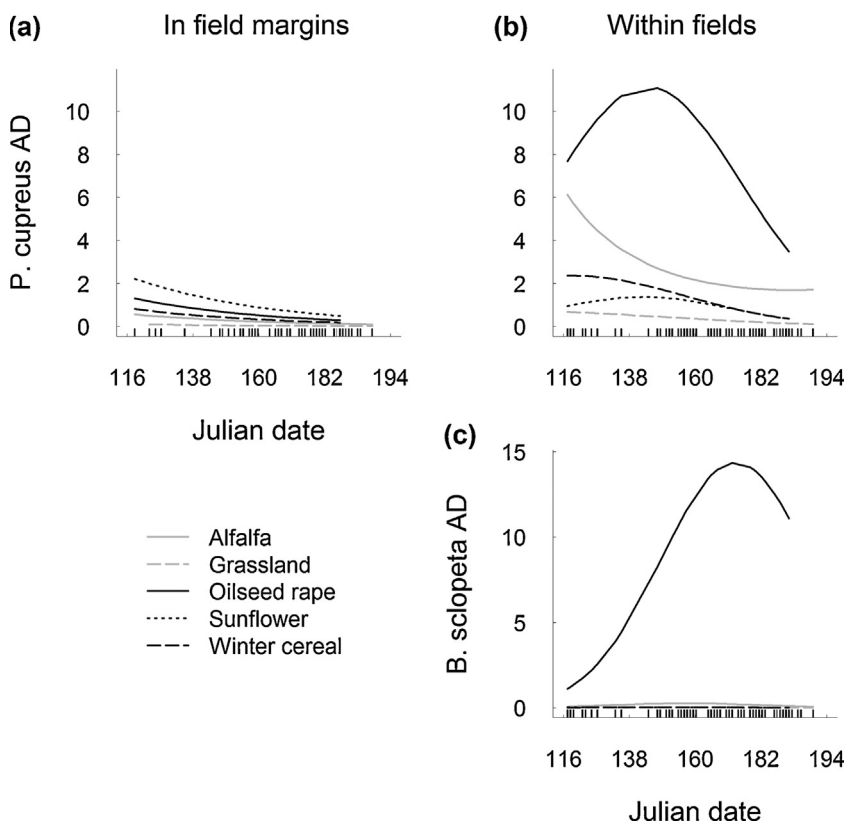


Fig. 2. Spring dynamics of *P. cupreus* activity-density (AD) per trap in field margins (a) and of *P. cupreus* and *B. sclopeta* AD within fields (b and c) of alfalfa, grassland, oilseed rape, sunflower and winter cereal. Predictions were made over all years using parameters estimated in GLMM Models 2 and 3. Julian date courses from the 27th April to the 18th July. Width of ticks at the bottom of each plot represents the sampling effort.

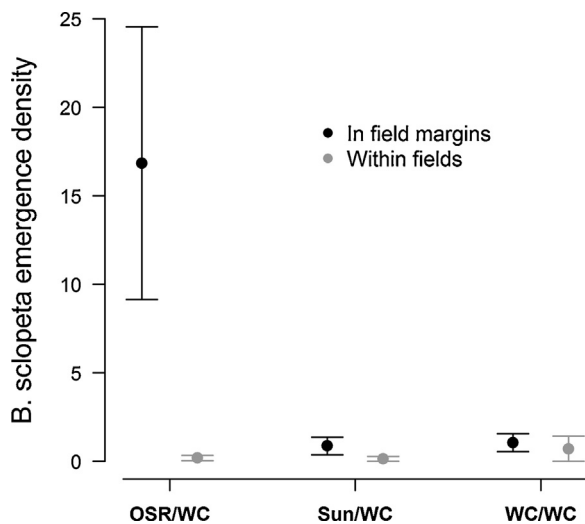


Fig. 3. Effects of the previous crop (oilseed rape, sunflower and winter cereal) and trap location (in field margin or within field) on *B. sclopeta* emergence density per trap in winter cereal fields (observed mean \pm SE over all years).

4. Discussion

Crop type strongly influenced spring activity density (AD) and overwintering emergence of both *P. cupreus* and *B. sclopeta*, the two dominant spring breeding carabid species in the study area. Oilseed rape had a highly beneficial role for both species which, however, showed different strategies of habitat use to complete their life cycle. Using pitfall traps, some limitations can appear when comparing AD among crops, due to differences in catch probability (Lang, 2000; Thomas et al., 2006). Nevertheless, biases linked to variation in activity alone cannot explain observed differences among crops. Furthermore, differences among crops were supported by results obtained using the unbiased emergence trap method (Holland and Reynolds, 2003). Effect of crop type on carabid species distribution had only been suggested in previous studies (e.g., Thomas et al., 2002; Holland et al., 2005; Eyre et al., 2013). Importantly, contrary to these earlier studies which involved one or few fields at small spatial and temporal scales, our results are based on a large dataset of different fields and crop types. The present design overcomes the uncertainties generated by the highly heterogeneous distribution of carabid beetles within fields, between fields and between years (e.g., Holland and Luff, 2000; Holland and Reynolds, 2003).

4.1. Spatial and temporal distribution shifts among habitat types

During the spring reproductive period, *P. cupreus* AD was high in every crop except grassland. This is consistent with previous studies that have shown its preference for arable lands (Langmaack et al., 2001; Holland et al., 2005). In addition, differences were found in AD and its dynamics among crops. First, AD was highest in oilseed rape and alfalfa during the early spring. This suggests that these crops were major overwintering habitats for this species. Consistently, *P. cupreus* post-overwintering emergences tended to be highest within fields of oilseed rape. Post-overwintering emergences in alfalfa were lower than expected according to pitfall trap data. This raises the difficulty of interpreting pitfall trap data, which measure both activity and abundance (Thiele, 1977). Overwintering in field margins, especially in those bordering sunflower and oilseed rape fields, was also suggested by pitfall and emergence data. By using emergence traps, more robust data were obtained because the confounding influence of activity and redistribution was excluded (Holland and Reynolds, 2003). Here,

the high and rapidly declining early spring AD in alfalfa and margins may be explained by *P. cupreus* redistribution from perennial habitats to annual crops. Then, AD peaked in late May especially in oilseed rape, suggesting that it may be the main reproductive habitat for *P. cupreus*. Since abundance and reproductive success in one crop may have an impact on the following crop type in a crop succession (Holland and Reynolds, 2003), adults of the new generation should be expected to overwinter within OSR/WC fields. However, in our study there was no positive influence of oilseed rape in the previous year on overwintering emergences and spring AD in winter cereal. This result suggests a complete distribution shift between spring and winter.

Unlike the relative ubiquity of *P. cupreus*, *B. sclopeta* life cycle was strongly associated to a single crop, oilseed rape. AD dynamics peaked in June within oilseed rape fields while it remained almost zero elsewhere. Following the same rationale as for *P. cupreus*, a positive influence of oilseed rape as previous crop was expected in winter cereal. This hypothesis was partially supported since post-overwintering emergences occurred mainly in the margins of OSR/WC. This suggests that *B. sclopeta* moved before winter from fields to their margins to overwinter, as reported for many carabid species (Holland and Luff, 2000). The combination of emergence and pitfall trap results also supported a complete changeover in spring of *B. sclopeta* from OSR/WC margins to WC/OSR fields, highlighting the complementarity of the two trapping methods.

Changes in habitat suitability, due to crop rotation and associated agricultural practices, are likely to induce the observed distribution shifts (Holland and Luff, 2000). Such distribution shifts have been reported in *P. cupreus* (Thomas et al., 2001) and other carabid species (Holland, 2002; Thorbek and Bilde, 2004; Holland et al., 2005), suggesting either inter-field movements or differences in survival rates. Rapid colonization of fields sown with oilseed rape in August by *P. cupreus* adults of the new generation was strongly suggested by the present study. Conversely, in *B. sclopeta* inter-field movements to reach new oilseed rape fields are likely to occur in spring since it was found to overwinter in OSR/WC margins. In the present study, inter-field movements were not directly addressed but might well explain the patterns observed. Further studies are needed to investigate the effect of landscape configuration and composition on carabid movements since landscape structure has been shown to affect carabid communities (Maisonhaute et al., 2010; Trichard et al., 2013).

Patterns found using emergence and pitfall traps were consistent for *P. cupreus*, but not for *B. sclopeta* which was absent from early spring pitfall traps in OSR/WC field margins. Differences in species' dispersal ability may explain this paradox. *P. cupreus* is reported to disperse mainly by walking (Wallin 1985). Consistently, moving individuals were caught in pitfall traps. On the other hand, colonization of new oilseed rape fields in spring is likely to occur through long distance flight in *B. sclopeta*. Accordingly, most of *B. sclopeta* individuals were caught in the collection bottle at the top of the emergence traps while *P. cupreus* individuals were caught in the pitfall traps of the emergence traps (data not shown).

4.2. Oilseed rape: a highly beneficial crop for carabid beetles

Association with a particular crop had been previously suggested for carabid beetles, and for *P. cupreus* in particular (Heydemann, 1955; Thomas et al., 2001; Holland et al., 2005). Carabid beetle preference for oilseed rape, despite the large quantity of chemical insecticides used on this crop, had been previously reported (Williams, 2010; Eyre et al., 2013).

First, species may select oilseed rape according to the coincidence of their periods of emergence, activity and breeding with oilseed rape phenology and timing of crop management practices (Thiele, 1977; Holland and Luff, 2000). In the study area,

oilseed rape is available all year round since new oilseed rape fields are sown in August and oilseed rape stubbles are ploughed in October (Fig. 1). Hence, new oilseed rape fields provide an undisturbed habitat in autumn with a large vegetation cover. This may explain why *P. cupreus* has been found overwintering within new oilseed rape fields. Second, species distribution depends on availability of resources (Lövei and Sunderland, 1996). *P. cupreus* preference for oilseed rape can be related to the larger amount of prey items found in oilseed rape (Haschek et al., 2012), especially agricultural pests such as the pollen beetle *Meligethes aeneus* (Stephens) (Veromann et al., 2008), *Ceutorhynchus* German weevils (Piper and Williams, 2004), the brassica pod midge *Dasineura brassicae* (Winnertz) (Schlein and Büchs, 2004) or slug eggs (Oberholzer and Frank, 2003). Similarly, as an ectoparasitoid, *B. sclopeta* is limited by the presence of its hosts. Host species of European *Brachinus* remain unknown but are likely coleopterans (Erwin, 1979; Saska and Honek, 2004), as most oilseed rape pests (Alford et al., 2003; Williams, 2010). Moreover, Saska and Honek (2004) demonstrated that larvae of two closely-related species (*B. crepitans* and *B. explodens*) were able to feed on pupae of *Amara* Bonelli carabid beetles which are particularly abundant in oilseed rape throughout Europe (Williams et al., 2010) and in our study site in particular (unpublished result). Association with oilseed rape for reproduction may explain why *B. sclopeta* colonized oilseed rape only in spring, when its reproductive period start (Saska and Honek, 2008). Finally, abiotic characteristics such as soil structure and microclimatic conditions affect carabid beetles and could influence the observed distribution pattern (Thiele, 1977; Forsythe, 2000; Giglio et al., 2003). Habitat selection based on soil softness (Giglio et al., 2003) may partly explain the higher density of individuals overwintering within fields of annual crops which are ploughed annually. Moreover, oilseed rape provides moist environmental conditions that are preferred by the two studied species (Forsythe, 2000; Pilon et al., 2013).

Acknowledgments

We are especially grateful to Steve Augiron and the numerous field workers who helped collect the data. We thank Gaël Caro and Nicolas Gross for their useful comments. We also thank all involved farmers for letting us work on their land. An English-proof reader, Alan Scaife, has read the paper. R.M. was funded by a Région Poitou-Charentes and Département des Deux-Sèvres Ph.D. grant. This work is part of the Landscaphid project and was supported by the ANR Systerra program (French National Research agency, ANR-09-STRA-05) and by the French national DIVA2 program.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.005>.

References

- Alford, D.V., Nilsson, C., Ulber, B., 2003. Insect pests of oilseed rape crops. In: Alford, D.V. (Ed.), *Biocontrol of Oilseed Rape Pests*. Blackwell Publishing Ltd.
- Bates, D., Maechler, M., 2013. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and R package version 0.999.999–0. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bommarco, R., 1998a. Reproduction and energy reserves of a predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity. *Ecol. Appl.* 8, 846–853.
- Bommarco, R., 1998b. Stage sensitivity to food limitation for a generalist arthropod predator: *Pterostichus cupreus* (Coleoptera: Carabidae). *Environ. Entomol.* 27, 863–869.
- Bonacchi, T., Mazzei, A., Zetto Brandmayr, T., Brandmayr, P., 2004. Aposematic aggregation of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): preliminary data. *Redia* 87, 243–245.
- Booij, C.J.H., Noorlander, J., 1992. Farming systems and insect predators. *Agric. Ecosyst. Environ.* 40, 125–135.
- Cole, L.J., McCracken, D.I., Dennis, P., Downie, I.S., Griffin, A.L., Foster, G.N., Murphy, K.J., Waterhouse, T., 2002. Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera Carabidae) on Scottish farmland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93, 323–336.
- Erwin, T.L., 1979. A review of the natural history and evolution of ectoparasitoid relationships in carabid beetles. In: Erwin, T.L., Ball, G.E., Whitehead, G.E., Halpern, A.L. (Eds.), *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History, and Classification*. Dr. W. Junk BV Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Eyre, M.D., Leifert, C., 2011. Crop and field boundary influences on the activity of a wide range of beneficial invertebrate groups on a split conventional/organic farm in northern England. *Bull. Entomol. Res.* 101, 135–144.
- Eyre, M.D., Luff, M.L., Leifert, C., 2013. Crop, field boundary, productivity and disturbance influences on ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the agroecosystem. *Agric. Ecosyst. Environ.* 165, 60–67.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112.
- Forsythe, T.G., 2000. Ground Beetles. *Naturalists' Handbooks* 8. The Richmond Publishing, Slough.
- Fox, J., Weisberg, S., 2011. *An R Companion to Applied Regression*, Second Edition. ed. Sage.
- Geiger, F., Waeckers, F.L., Bianchi, F.J.J.A., 2009. Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *Biocontrol* 54, 529–535.
- Giglio, A., Ferrero, E.A., Perrotta, E., Tripepi, S., Brandmayr, T.Z., 2003. Ultrastructure and comparative morphology of mouth-part sensilla in ground beetle larvae (Insecta Coleoptera, Carabidae). *Zool. Anz.* 242, 277–292.
- Haschek, C., Drapela, T., Schuller, N., Fiedler, K., Frank, T., 2012. Carabid beetle condition, reproduction and density in winter oilseed rape affected by field and landscape parameters. *J. Appl. Entomol.* 136, 665–674.
- Hatten, T.D., Bosque-Perez, N.A., Labonte, J.R., Guy, S.O., Eigenbrode, S.D., 2007. Effects of tillage on the activity density and biological diversity of carabid beetles in spring and winter crops. *Environ. Entomol.* 36, 356–368.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Desender, K., Aviron, S., Bailey, D., Diekötter, T., Lens, L., Liira, J., Schweiger, O., Speelmans, M., 2009. Pervasive effects of dispersal limitation on within and among community species richness in agricultural landscapes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18, 607–616.
- Heydemann, B., 1955. Carabiden der Kulturländer als ökologische Indikatoren. *Ber. 7. Wanderversamm. Deut. Entomol.*
- Hof, A.R., Bright, P.V., 2010. The impact of grassy field margins on macro-invertebrate abundance in adjacent arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 280–283.
- Holland, J.M., Luff, M.L., 2000. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integr. Pest Manag. Rev.* 5, 109–129.
- Holland, J.M., Reynolds, C.J.M., 2003. The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia* 47, 181–191.
- Holland, J.M., Begbie, M., Birkett, T., Southway, S., Thomas, S.R., Alexander, C.J., Thomas, C.F.G., 2004. The spatial dynamics and movement of *Pterostichus melanarius* and *P. madidus* (Carabidae) between and within arable fields in the UK. *Int. J. Ecol. Environ. Sci.* 30, 35–50.
- Holland, J.M., Thomas, C.F.G., Birkett, T., Southway, S., Oaten, H., 2005. Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *J. Appl. Ecol.* 42, 1140–1152.
- Holland, J.M., 2002. *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept Limited, Andover, UK.
- Hossfeld, R., 1963. Synökologischer Vergleich der Fauna von Winter- und Sommerrapsfeldern. *Z. Für Angew. Entomol.* 52, 209–254.
- Jeannel, R., 1942. Coléoptères Carabiques II. Faune de France, Lechevalier, Paris.
- Joannon, A., Bro, E., Thenail, C., Baudry, J., 2008. Crop patterns and habitat preferences of the grey partridge farmland bird. *Agron. Sustain. Dev.* 28, 379–387.
- Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy: cultivation impacts and enhancement. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 187–228.
- Lövei, G.L., Sunderland, K.D., 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.* 41, 231–256.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201.
- Lang, A., 2000. The pitfalls of pitfalls: a comparison of pitfall trap catches and absolute density estimates of epigeal invertebrate predators in arable land. *Anz. Schädlingkunde-J. Pest Sci.* 73, 99–106.
- Langmaack, M., Land, S., Buchs, W., 2001. Effects of different field management systems on the carabid coenosis in oil seed rape with special respect to ecology and nutritional status of predaceous *Poecilus cupreus* L. (Col. Carabidae). *J. Appl. Entomol.-Z. Angew. Entomol.* 125, 313–320.
- Lazrak, E.G., Mari, J.-F., Benoit, M., 2010. Landscape regularity modelling for environmental challenges in agriculture. *Landscape Ecol.* 25, 169–183.
- Lee, J.C., Landis, D.A., 2002. Non-crop habitat management for carabid beetles. In: Holland, J.M. (Ed.), *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept Limited, Andover UK.
- Luff, M.L., 1975. Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia* 19, 345–357.
- Luff, M.L., 1987. Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. *Agric. Zool. Rev.* 2, 237–278.

- Luff, M.L., 2002. Carabid assemblage organization and species composition. In: Holland, J.M. (Ed.), *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept Limited, Andover, UK.
- Luik, A., Hanni, L., Merivee, E., Ploomi, A., Tarang, T., Veromann, E., 2005. Studies in environmentally friendly plant protection in Estonia, in: NJF Report.
- Lys, J.-A., Nentwig, W., 1992. Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. *Oecologia* 92, 373–382.
- Maisonhaute, J.-É., Peres-Neto, P., Lucas, É., 2010. Influence of agronomic practices: local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 500–507.
- Matalin, A.V., 2007. Typology of life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) from western palaearctic. *Zool. Zhurnal* 86, 1196–1220.
- Oberholzer, F., Frank, T., 2003. Predation by the carabid beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* on slugs and slug eggs. *Biocontrol Sci. Technol.* 13, 99–110.
- Pfiffner, L., Luka, H., 2000. Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 215–222.
- Pilon, N., Cardarelli, E., Bogliani, G., 2013. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of rice field banks and restored habitats in an agricultural area of the Po Plain (Lombardy, Italy). *Biodiversity Data J.* 1, e972.
- Piper, R., Williams, I.H., 2004. Incidence and feeding activity of epigeic, predatory invertebrates within winter oilseed rape in the UK with comparisons between integrated and conventional crop management. *IOBC-WPRS Bull.* 27, 281–288.
- R Core Team, 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raymond, 2014 Raymond, L., Sarthou, J.-P., Plantegenest, M., Gauffre, B., Ladet, S., Vialatte, A., et al., 2014. Immature hoverflies overwinter in cultivated fields and may significantly control aphid populations in autumn. *Agric. Ecosyst. Environ.* 185, 99–105.
- Saska, P., Honek, A., 2004. Development of the beetle parasitoids, *Brachinus expulsores* and *B. crepitans* (Coleoptera Carabidae). *J. Zool.* 262, 29–36.
- Saska, P., Honek, A., 2008. Synchronization of a coleopteran parasitoid, *Brachinus* spp. (Coleoptera: Carabidae), and its host. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 101, 533–538.
- Schlein, O., Büchs, W., 2004. Approaches to assess the importance of carnivorous beetles as predators of oilseed rape pests. *Integr. Prot. Oilseed Crops IOBC-WPRS Bull.* 27, 289–292.
- Schmidt, M.H., Clough, Y., Schulz, W., Westphalen, A., Tschardtke, T., 2006. Capture efficiency and preservation attributes of different fluids in pitfall traps. *J. Arachnol.* 34, 159–162.
- Sunderland, K.D., De Snoo, G.R., Dinter, A., Hance, T., Helenius, J., Jepson, P., Kromp, B., Lys J.-A., Samu, F., Sotherton, N.W., Toft, S., Ulber, B., 1995. Density estimation for invertebrate predators in agroecosystems, in: Toft, S., Riedell, W.E. (Eds.), *Arthropod Natural Enemies in Arable Land I. Density, Spatial Heterogeneity and Dispersal*. Acta Jutlandica 70(2).
- Thiele, H.-U., 1977. Carabid Beetles in Their Environments. A Study on Habitat Selection by Adaptation in Physiology and Behaviour. Springer-Verlag, Berlin.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Griffiths, G.J.K., Garcia, A.F., Marshall, E.J.P., 2001. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *J. Appl. Ecol.* 38, 100–116.
- Thomas, C.F.G., Holland, J.M., Brown, N.J., 2002. The spatial distribution of carabid beetles in agricultural landscapes. In: Holland, J.M. (Ed.), *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept Limited, Andover, UK.
- Thomas, C.F.G., Brown, N.J., Kendall, D.A., 2006. Carabid movement and vegetation density Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agric. Ecosyst. Environ.* 113, 51–61.
- Thorbeck, P., Bilde, T., 2004. Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *J. Appl. Ecol.* 41, 526–538.
- Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L., Petit, S., 2013. The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic Appl. Ecol.* 14, 235–245.
- Vandermeer, J., Perfecto, L., Schellhorn, N., 2010. Propagating sinks: ephemeral sources and percolating mosaics: conservation in landscapes. *Landscape Ecol.* 25, 509–518.
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M., Baudry, J., 2013. The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agric. Ecosyst. Environ.* 166, 3–14.
- Veromann, E., Luik, A., Kevvää, R., Tarang, T., Kruus, M., 2005. Pests and their natural enemies in the organic oilseed and turnip rape, in: NJF Report.
- Veromann, E., Tarang, T., Kevvää, R., 2008. Insect pests and their natural enemies on spring oilseed rape in Estonia: impact of cropping systems. *Agric. Food Sci.* 15, 61–72.
- Wallin, H., 1985. Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in cereal fields and adjacent habitats. *Pedobiologia* 28, 19–34.
- Weibull, A.-C., Östman, Ö., 2003. Species composition in agroecosystems: the effect of landscape habitat, and farm management. *Basic Appl. Ecol.* 4, 349–361.
- Williams, I.H., Ferguson, A.W., Kruus, M., Veromann, E., Warner, D.J., 2010. Ground Beetles as predators of oilseed rape pests: incidence, spatio-temporal distributions and feeding. In: Williams, I.H. (Ed.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Springer.
- Williams, I.H., 2010. *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Springer.
- Zetto Brandmayr, T., Bonacci, T., Massolo, A., Brandmayr, P., 2006. What is going on between aposematic carabid beetles? The case of *Anchomenus dorsalis* (Pontoppidan 1763) and *Brachinus sclopeta* (Fabricius 1792) AT Carabidae. *Ethol. Ecol. Evol.* 18, 335–348.

Annexe B

Manuscrit de l'article « The proportions of Agro-Environmental Schemes in the landscape surrounding crops influence carabid diversity »

1.1. Introduction

Major changes have altered European agricultural landscapes over the past decades, since the Common Agricultural Policy (CAP) set out to increase food production (Godfray *et al.* 2010; Pe'er *et al.* 2014). Agriculture intensification resulted in an increase in cultivated areas, a decrease in the semi-natural elements and a decline in land-use heterogeneity (Benton, Vickery & Wilson 2003). While crop yields have been improved by generalized use of fertilizers and pesticides (Tilman *et al.* 2002), major loss of biodiversity in farmland landscapes has occurred (Robinson & Sutherland 2002; Tscharntke *et al.* 2005; Geiger *et al.* 2010). The decline affected all taxa (Donald, Green & Heath 2001), ecosystem functioning and the provision of services (Cardinale *et al.* 2012). To reduce biodiversity loss, Agri-Environmental Schemes were eventually settled (AES, (Henle *et al.* 2008)) in 1992, being designed to reduce the negative effects of intensive agriculture by offering financial incentives to farmers for adopting environmentally friendly farming practices (Kleijn *et al.* 2006; Whittingham 2007). AES generally target the preservation of natural and semi-natural elements in the farmland landscape, and/or the extensification of production systems through reducing agrochemical applications (Kleijn & Sutherland 2003; Herzog *et al.* 2005; Whittingham 2007; Barzman & Dachbrodt-Saaydeh 2011). Mixed results however have been obtained in regard to AES efficiency for biodiversity preservation: indeed many studies indicated a positive effect, but the effects (when they exist) were often taxa specific (Kleijn & Sutherland 2003; Bengtsson, Ahnstrom & Weibull 2005; Hole *et al.* 2005; Kleijn *et al.* 2006). Others studies either failed or even found negative effects (e.g., (Bradbury & Allen 2003)). In addition, AES effects depend on landscape characteristics (structure, composition and scale: (Tscharntke *et al.* 2005; Batáry, Matthiesen & Tscharntke 2010; Smith *et al.* 2010; Fuentes-Montemayor, Goulson & Park 2011; Winqvist *et al.* 2011)), as well as the time since AES establishment (Fließbach *et al.* 2007; Siriwardena 2010; Jonason *et al.* 2011). While AES are often targeted toward flagship species (Peach *et al.* 2001; Perkins *et al.* 2011), some AES such as organic farming, are more generic. In addition, even the targeted ones may increase non targeted biodiversity components. For instance, targeted AES focusing on the last French migratory population of the little bustard (*Tetrax tetrax*) not only allowed the recovery of the population but had also positive effects on invertebrate preys, plants species (Bretagnolle *et al.* 2011; Badenhauer *et al.* 2012) and passerine birds (Brodier *et al.* 2014) Augiron *et al.* in review). Evaluating whether AES can increase ordinary or functional biodiversity is of critical importance for increasing their efficiency

and assess their transferability to other areas (Whittingham 2007), but is methodologically difficult (Herzog *et al.* 2005) because many different AES policy measures co-exist and monitoring designs may not be adequate (Kleijn & Sutherland 2003; Herzog *et al.* 2005).

Here we use Carabid beetles as model organisms to evaluate whether AES may provide general benefits to farmland biodiversity. Carabid beetles are not particularly targeted by any AES, but are potentially important components of functional biodiversity in agro-ecosystems. This abundant family of epigeal arthropods is known to be sensitive to habitat modifications and environmental change, being both taxonomically and ecologically rich and heterogeneous (Lovei & Sunderland 1996; Melnychuk *et al.* 2003; Magura & K  d  b  cz 2007). Carabid beetles are further supposed to play a key role in agriculture as natural enemies of pests or as elements of trophic chains sustaining biodiversity (Thiele & Wieser 1977). Hence, any increase in either abundance and beetle species diversity may actually enhance ecosystem sustainability (Kromp 1999). Many studies investigated the effects of crop management and farming systems on carabid beetles. Crop management intensity has been found to influence species distribution and activity (Ribera *et al.* 2001; Cole *et al.* 2002; Eyre, Luff & Woodward 2003), and agricultural practices such as tillage or pesticide use have been shown to influence their abundance either directly, through mortality and emigration, or indirectly, by affecting local microhabitat conditions (Kromp 1999; Cole *et al.* 2002; Thorbek & Bilde 2004; Hatten *et al.* 2007). A recent meta-analysis review (Tuck *et al.* 2014) showed an overall positive effect of organic farming on arthropods, despite contrasted results in regard to carabid beetles (M  der *et al.* 2002; Pfiffner & Luka 2003; Bengtsson, Ahnstrom & Weibull 2005; Hole *et al.* 2005; Purtauf *et al.* 2005; Garratt, Wright & Leather 2011; Eyre, Luff & Leifert 2013).

In this study, our aim was to extend these investigations to a larger set of AES (though including organic farming as well), in various landscape contexts organised along a gradient of agriculture intensification. AES influence was assessed on both species richness (for community functional resilience as well as biodiversity conservation) and beetle abundance (for biological control delivery). AES types were split according to the category of crop targeted (annual crops vs. permanent or semi-permanent grasslands) and classified over a gradient of increasing expected effect on biodiversity. Investigation at both farm and landscape scales is important to allow a more balanced and globally relevant assessment of AES effects on biodiversity (Tuck *et al.* 2014). Hence, influence of AES was investigated at the local (field) and landscape scales, taking into account the possible confounding effects of local and landscape habitat structures (Concepci  n, D  az & Baquero 2008; Concepcion *et al.* 2012). We applied this approach to a rather unique study area in France, given its size (c.43000 ha), its NATURA 2000 status allowing the massive implementation of various AES types, and the diversity and extant of AES: 12 different AES types are currently managed for a total of more than 9,000 hectares in 2013.

1.2. Material and Methods

1.2.1. Study area and AES classification

The study was conducted in the LTER Zone-Atelier “*Plaine & Val de Sèvre*” covering an area of 430 km² in western France (46.11° N, 0.28° W). It is an agricultural landscape containing *c.* 12,500 fields mostly dedicated to intensive cereal crop production (winter cereals: 36.38% \pm 0.41 of the total area – mean value \pm SD in 2009-2010). Perennial crops represented 11.44% \pm 0.03 of the total area of the study site, including alfalfa (3.14% \pm 0.02) and grasslands (8.30% \pm 0.02). Land use has been recorded annually since 1995 and mapped onto a GIS geodatabase (ArcGis 9.3 - ESRI Redlands, CA, USA). AES have been implemented from 2005 by the CNRS research lab of Chizé (Bretagnolle *et al.* 2011), and their exact location and extent were recorded in a GIS geodatabase as for the land use. Overall, 12 different AES management types have been implemented, with different aims, in 474 fields for a total surface of 2300 ha, corresponding to 5.4% of the total study area (Table 1). Based on the category of crop (annual crop vs grassland) and the intensiveness of practices required, AES types were classified into 3 categories (AES_1, AES_2 and AES_3) for each category of crop (see Table 1). More the category number was high, less the agricultural pressures were strong.

In annual crops, extensive annual crop management (AES_1) regroups three schemes primarily aimed at improving water quality in intensive arable land through a reduction of agrochemical inputs. The schemes request a progressive reduction of herbicide application by around 50% in 5 years (30% targeted at year 3) and/or limitation of fertilization to 120 UN/ha. Reduced soil disturbance (AES_2) includes AES targeting no-tillage (i.e. limiting the depth of ploughing to 5-10 cm) or direct sowing, in order to avoid soil destruction. Annual crop organic farming (AES_3) includes two schemes subsidizing the conversion to organic production and the maintenance of organic production. The quality of habitats should be enhanced by the prohibition of agrochemical inputs (pesticides, herbicides, and mineral fertilizers) and limitation of organic fertilization to 120 UN/ha/year. In grasslands, i.e. temporary artificial grasslands (including alfalfa) or permanent grasslands.

For the perennial crops, arable reversion into grassland (AES_1) concerns two schemes, one for reconversion into alfalfa and the other into grassland. Extensive management of grasslands (AES_2) regrouped all grassland types (leguminous and gramineous) with low intrans inputs. A last category, delayed mowing grasslands (AES_3) regrouped two schemes, with alfalfa and gramineous set-asides and grass/legume mix, with no mowing from 15th May to 31th July or 31st August, and is furthermore associated with herbicide and fertilizer prohibition.

1.2.2. *Sampling design and Carabids identification*

Carabid beetles were sampled using pitfall traps, a standard method to estimate carabids (Thiele & Wieser 1977), easy to implement and providing high capture rates (Luff 1975; Spence & Niemelä 1994). This method however does not allow estimating abundance directly, but rather abundance-activity (hereafter, AA) since the two are not separable using pitfall traps. Our sampling design was stratified by crop type and AES type: crop types included wheat fields, alfalfa and grasslands. All AES types were sampled: when the number of fields per AES category was below 20, we systematically sampled all fields. Above 20, fields were selected randomly. Conventional fields were then selected in order to balance sample sizes (between AES and conventional), and were randomly chosen. In every sampled field, three traps placed at less than 30 m from the field edge and at 10 m from each other. Traps were filled with a 50% preservative solution of ethylene glycol. Each field was sampled once. Pitfall traps were left in place for five trapping-effective days (120 hours). Carabid beetles were stored in the lab in a 96° ethanol solution and identified at the species level according to (Jeannel 1941) and (Hurka 1996). Then, we grouped all individuals from the same sampled field to assess the AA per species for each sampled field.

1.2.3. *Landscape variables*

Given the influences of landscape composition on the AES effectiveness (Concepción, Díaz & Baquero 2008), we described the landscape in 200 to 1000m radius concentric buffers around the barycentre of each sampled field, with a step of 100 m, using QUANTUMGIS 2.2 (Team 2012). We started with a radius of 200m to avoid taking into account the field where carabids have been sampled. The maximal distance was set at 1000m because buffers tended to be too out of the mapped area at larger scales, and in addition, overlapped with each other reducing independence between samples. Ten landscape descriptors were calculated in each buffer. A first set of four landscape descriptors aimed at describing the landscape composition: the proportion of “annual crop” (% annual crop), the proportion of “grasslands” (% perennial crop), the Shannon diversity of crops (H' crop) and the hedgerow network length (i.e. the total hedge linear (m) included in the buffer). The AES surface was described by a second set of six landscape descriptors: one for each AES category (AES_1 to AES_3 proportion).

1.2.4. *Statistical analyses*

Because of the very large number of independent variables (both local and regional) that could influence carabid diversity, we did not include all variables at once in one single model. Rather, we used a suite of a priori models of the likely mechanisms of species responses to a given set of scaled variables testing for an *a priori* mechanism. For instance, modelled separately local variable

influences and landscape composition influences. Then, using an information-theoretic multi-model selection framework (Burnham & Anderson 2002; Burnham & Anderson 2004) combined to Linear Models (LM) on log transformed carabid AA and General Linear Models (GLM) with a Poisson family on carabid species richness (SR). At each step, we selected the best model by AIC comparison among all-possible sub-models by using a stepwise procedure. The combination of variables providing the lowest AIC value has been retained for the next step. Carabid AA and SR were modelled alternatively as the response variable.

Local model construction. Our sequence of modelling included four steps. Each step was supposed representing different influences that apply one after the other on the carabid communities: 1) sampling covariate model (including variables that could bias sampling), we included sampling covariates such as Julian Day (JD), its quadratic form (JD^2 , in order to account for non-linear seasonal variation), year and the interaction between year and JD. 2) After variable selection by AIC comparison, the second model included, in addition to variables selected at the first step, local field factors, i.e. field perimeter, soil type (five categories: calcareous soil or red earth and the soil depth associated: superficial, medium, profound) and crop type (three categories: wheat, alfalfa and grasslands). 3) After selection of the significant local field factors, the third model tested, in addition to variables selected at the second step, the effect of AES type (three levels) in interaction with crop type. 4) Finally, we constructed the fourth model included AES age and its interaction with AES categories and the crop type, in addition to variables selected at the third step.

Landscape model construction. Previous studies demonstrate that landscape composition influenced the efficiency of AES (Concepcion *et al.* 2012). To take in account this influence, we constructed the spatial model by adding to the local model the four landscape composition variables (% annual crop, % perennial crop, H'crop, Hedgerow length) at the more relevant spatial scale. To identify the more relevant spatial scale, we used the AIC comparison. Following Ricci *et al.* (Ricci *et al.* 2009), the distance leading to the lowest AIC was selected. Hence, a single spatial scale could be selected for the four landscape composition variables. Finally, we selected the landscape variables by AIC comparison.

Full model selection. Finally, we constructed a model with the local and landscape variables selected. Then, we tested the significance of each variable by using Maximum Likelihood Ratio tests (Type II Wald chi square tests) (Fox & Weisberg 2011). We evaluated the final best models obtained by calculation the R^2 between the observed and the predicted values by following the method advised by Piñeiro *et al.* 2008 (Piñeiro *et al.* 2008). We used the predicted values obtained by the best final model to test the correlation between the carabid AA or SR and the proportion of AES in the landscape at each radius (200 to 1000m by a step of 100m). For that, we computed Spearman correlation between the predicted values of carabid AA or SR and the proportion of AES for each

radius concentric buffer. Then, we tested the significance of the correlation coefficient. All analyses were performed with *vegan* and *car* packages using R (Fox & Weisberg 2011; Jari Oksanen *et al.* 2013; Team 2014).

1.3. Results

A total of 26,427 individuals belonging to 94 species have been sampled during the two years of the study. The carabid AA and SR were significantly lower in grasslands than in WC and alfalfa whereas no significant differences were observed between carabid AA and SR in WC and in alfalfa (Figure 2). Significantly more individuals and species were caught in winter cereal (WC) and alfalfa than in grassland (1.7x more and 2x more respectively for the carabid AA and the carabid SR in WC and in alfalfa; $p\text{-value} < 0.001$, Table 1). The predicted values of both carabid AA and SR by the models were significantly greater in annual crop under AES_3 than in conventional annual crop and carabids were significantly more abundant in alfalfa under AES_3 than in conventional crop (Figure 2).

1.3.1. Influences of variables contained in the best models

The variables selection at each step has resulted in two different models containing local and landscape variables (Table 3), having an AIC = 114 and 2535 respectively for carabid AA and SR. Among all possible combination derived from the full models, only the model concerning carabid AA without the field perimeter provided lowest AIC than the full model. The both models are summarized Table 3. The relation between the predicted values from the final best models and the observed values gave $R^2 = 0.38$ and 0.40 respectively for the carabid AA and SR.

In both final best models, the variables related to the sampling period (JD, JD^2 and year) had significant negative effects on carabid AA and SR ($p\text{-value} < 0.05$, Type II Wald chi square tests, Table 3). The soil had a significant effect only on carabid AA ($p\text{-value} < 10^{-4}$, Type II Wald chi square tests, Table 3). The crop had always a significant negative effect on both carabid AA and SR ($p\text{-value} < 10^{-14}$, Type II Wald chi square tests, Table 3). Specifically for the carabid SR, the AES category alone had significant negative effects only on carabid SR. The interactions between crop and the AES age had a significant effect on both carabid AA and SR: positive effect when considering grasslands and negative effect for annual crop ($p\text{-value} < 0.05$, Type II Wald chi square tests, Table 3). The interaction between AES category, crop and AES age had significant effects on both carabid AA and SR ($p\text{-value} \leq 0.05$, Type II Wald chi square tests, Table 3) and it became always positive when considering the interactions with annual crops (Table 3).

The landscape composition at 600m provided the lowest AIC among all the buffers tested (Table 2). Thus, we constructed the full model with all local variables selected and the landscape variables selected by AIC comparison (i.e. the hedgerow length and the H'ocs for both carabid AA and SR and the proportion of annual crops only for carabid SR; Table 3). Among all landscape variables selected, only the hedgerow length had significant negative effects on both carabid AA and SR ($p\text{-value} \leq 0.05$, Type II Wald chi square tests, Table 3; Figure 3).

1.3.2. Influences of AES in the landscape

The proportion of AES in the landscape significantly decreased when distance from the field increased (Pearson correlation, $p\text{-value} < 0.05$; Figure 4). Both carabid SR and AA were significantly positively correlated to the proportion of annual crops under AES_3 whatever the distance considered (Pearson correlation, $p\text{-value} < 0.05$; Figure 5A & B). The proportion of perennial crops under AES_2 and AES_3 were significantly positively correlated with the carabid AA respectively from 900 and 800m and with the carabid SR respectively from 700 and 600m (Pearson correlation, $p\text{-value} < 0.05$; Figure 5C). Finally, AES_1 did not appear influence carabid AA or SR whatever the spatial scales considered (Pearson correlation, $p\text{-value} < 0.05$; Figure 5).

1.4. Discussion

Our findings indicate that the AES influences depended simultaneously to their category and to the spatial scale considered. In this way, AES influenced carabids AA and SR at both local and landscape scales. When comparing predicted and observed carabid AA and SR, the final best models gave R^2 sufficiently high to validate the final best models predictions. The variables selected by the final best models appeared to be sufficient to predict some responses of carabid in crops under different management.

1.4.1. Local and landscape influences

The predicted values of both carabid AA and SR by the models were greater in alfalfa and Winter cereal under AES_3 than in conventional crop (organic farming or delayed cut; Figure 2). Tuck et al (2014) gave evidences that organic farming on average increased biodiversity by about one-third relative to conventional farming. So, the positive influences of the organic farming were in concordance with previous studies. In other hand, carabids were expected to local benefits from the other AES categories through the decreasing in biocide applications, the absence of tillage or the set-aside of crop (House & Parmelee 1985; Kromp 1999; Holland & Luff 2000). Resilience in perturbation, such as biocides (Sánchez-Bayo 2011), could also explain the lack of significant

differences between the conventional management and the other AES categories (Thiele & Wieser 1977).

Consequently, the time since the implementation of AES was expected having positive temporal influences on biodiversity (Tuck *et al.* 2014). These positive temporal influences were observed for both carabid AA and SR in annual crop under AES_3 (Table 3). Thus, it supported the idea that the benefit from these AES categories for carabid diversity became stronger with the time since their implementation. However, the interactions between AES category, AES age and the crop had always a negative effect when considering the perennial crops. These results could be explained by a lower locomotor activity in these perennial crops. Indeed, the movements of carabids could be negatively influenced by a greater plant diversity (Honek 1988), such as in perennial crops (Garnier *et al.* 2004).

The local predictors (i.e. crop and its management (AES vs. conventional)) seemed influence more the carabid diversity than the landscape predictors (for instance, hedgerow length, Table 3), as noticed by Tuck *et al.* (2014). The scale of influences selected for landscapes descriptors related to landscape heterogeneity was 600m. This scale was in concordance with previous studies about spatial distribution of carabids. Indeed, Judas *et al.* (2002) found that the autocorrelation in carabid populations should varied in average from 200m to more than 2000m, depending to the species considered and its characteristics (for instance, mobility, body length, diet...). Consequently, we believe that carabids had capacity to cross short and long distance by flying or by walking. The local and landscape influences observed here were in concordance with other studies supporting that the landscape heterogeneity influenced the carabid diversity although the local context had the major effect (Weibull, Ostman & Granqvist 2003; Purtauf *et al.* 2005), for instance through environmental filters (Schweiger *et al.* 2005; Myers & Harms 2009).

1.4.2. Influences of AE in the landscape

The significant correlations between carabid AA and SR and the proportion of AES in the landscape illustrated the process of action of the AES for the management of biodiversity. The significant correlation coefficients values observed between the predicted carabid AA and SR and the proportion of the annual crop under AES_3 in the landscape illustrated the strong influences of this AES category although its proportions decreased in the landscape (Figures 3 & 4). Consequently, carabid AA and SR seems always benefit to the AES_3 presence. Thus, the AES_3 should increase natural pest control. Indeed, prey consumption by carabids was positively correlated to their abundance (Menalled, Lee & Landis 1999). However, the abundance of species is not always a good predictor to his impact on ecosystem functioning (Hooper *et al.* 2005). Through perturbations, the community may loss species and the efficiency of their ecosystemic function should decrease (Hooper *et al.* 2005). As species differ in their responses to disturbance, it is important to support a high

diversity of management types in order to maintain and enhance species diversity at a regional level (Di Giulio, Edwards & Meister 2001; Loreau, Naeem & Inchausti 2002). Consequently, increasing proportion of AES_3 at both farm and landscape scales should increase simultaneously carabid AA and SR and thus increase carabid efficiency in pest regulation and carabid resilience.

In the same way, perennial crops under AES_2 and AES_3 had a positive effect on carabid AA and/or SR only in scale where their proportions were the lowest (i.e. up to 600m; Figures 3 & 4). A threshold effect may be considered, i.e. carabid AA and SR benefit to the proportion of these AES_2 and AES_3 categories when they were below a certain value. Given the scale of the influence, it is possible that the explanation could be through the movement activities of individuals (Judas, Dornieden & Strothmann 2002). As agricultural practices are disturbance for macro-invertebrate, they should trigger dispersal movements in carabid communities from treated areas (Clobert *et al.* 2001). Carabids that choose to leave disturbed area (such as conventional crop systems) should be in research of undisturbed area providing diversified microhabitats and high amount of trophic resources (Clobert *et al.* 2009). Given the management of perennial crops under AES_2 and AES_3 (i.e. involving less practices than others cultures or AES category), perennial crop in these AES should provide more microhabitats and trophic resources for carabids. Such characteristics may strongly influence the species richness in AES (Brose 2003). Consequently, the perennial crops can either be perceived as dispersal barriers (i.e. limiting the colonization of field) or as strong attractive environments (i.e. “aspiring” carabid individuals from annual crops).

We did not observe a significant influence of the proportion of AES_1 (Figure 5). Contrarily to the other AES that stopped soil tillage, changed the biocides used or implemented extensive management, the AES_1 represented intermediate changes in the management (i.e. decreasing the biocides use) or a recent change (such as the conversion of a conventional crop in a perennial crop). Consequently, we believed that the efficiency of AES on carabid community management should be modulated by the strength in the management changes, such as in organic farming or in set-aside perennial crop.

1.5. Conclusion

We gave evidences that the local and landscape context have to be take in account in policy that goal to enhance natural pest regulation. The present study enhanced the necessity in considering simultaneously both local and landscape context to conserve carabid diversity and the ecosystemic function they provide. In this way, the results suggested that the organic farming is an efficient tool to enhance carabid diversity whatever the spatial scale considered. Consequently, our conclusions highlighted the necessity of studies about the spatial distribution of AES in order to maximize their positive influences on carabid diversity.

1.6. Acknowledgements

This project was supported by the award of a postdoctoral grant from DEPHY project. We thank the technical staff of CEBC research unit that participated in field samplings and species identification: J. Yvernault and N. Guillon. We also thank the colleagues and the Agrobiose project for valuable discussions on trait-based approaches.

Table 1 Summary of AES implemented, their categorisation and the average carabid diversity per field (mean \pm standard deviation).

Practices involved	AES category	AES age (Years)	Field area (ha)	Number of field sampled	Carabid abundance-activity sampled	Number of carabid species sampled
Conventional (no AES) crop rotation	Conventional	--	5.9 \pm 0.4 for annual crops 2.8 \pm 0.2 for perennial crops	147 annual crops 110 perennial crops	64 \pm 10 in annual crops 40 \pm 6 in perennial crops	7.4 \pm 0.3 in annual crops 6 \pm 0.4 in perennial crops
Reduction of herbicide						
Reduction of fertilization	AES_1	2.0 \pm 0.1	4.8 \pm 0.4	56	49 \pm 6	7.5 \pm 0.5
Reduction of herbicide and fertilization						
No tillage	AES_2	4.1 \pm 0.1	6.3 \pm 0.6	46	53 \pm 12	7.5 \pm 0.5
Organic farming	AES_3	0.6 \pm 0.1	6 \pm 0.8	28	110 \pm 23	10 \pm 0.7
Arable reversion to grassland						
Arable reversion to alfalfa	AES_1	2.5 \pm 0.2	3.6 \pm 1	41	54 \pm 15	8 \pm 0.6
Extensive management of grassland	AES_2	3.5 \pm 0.3	2.4 \pm 0.5	14	14 \pm 4	4 \pm 0.8
Delayed cutting						
Set-aside	AES_3	3.9 \pm 0.1	2.1 \pm 0.3	32	27 \pm 8	5 \pm 0.6

Table 2 AIC values of models including the selected local variables and the landscape variables at one distance. Underlined values indicate the first distance that result in the lowest AIC value obtained.

Distance (m)	Carabid AA	Carabid SR
200	126	2545
300	126	2545
400	122	2543
500	118	2538
600	<u>117</u>	<u>2535</u>
700	118	2537
800	119	2537
900	119	2540
1000	121	2540

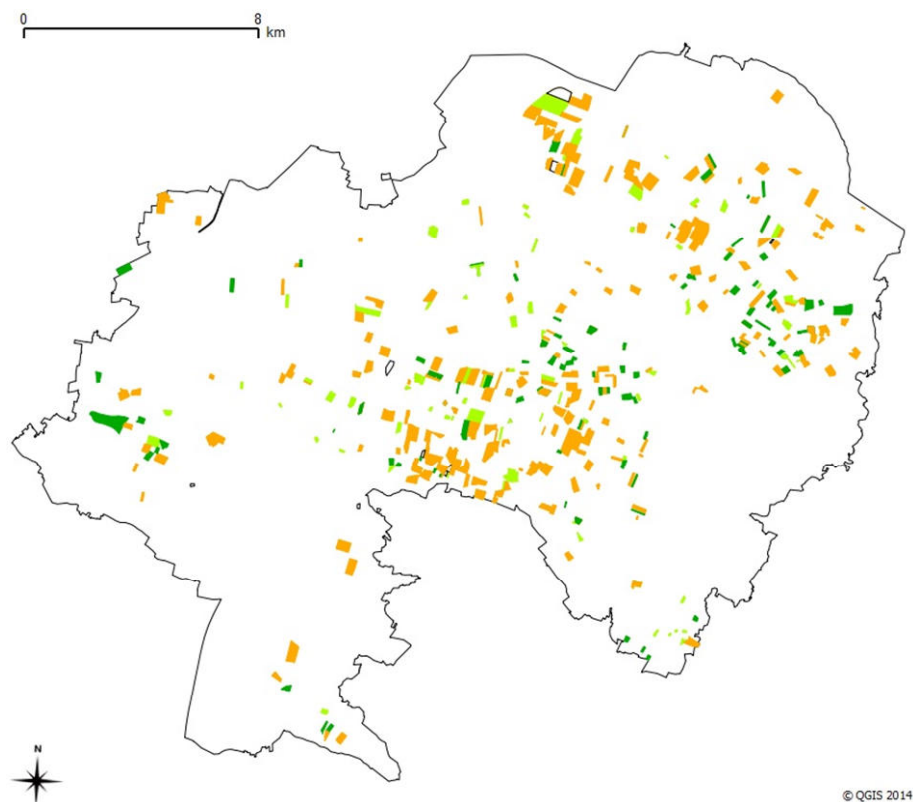


Figure 1 Map of the study area. Orange: annual crops; dark green: alfalfa; light green: grassland.

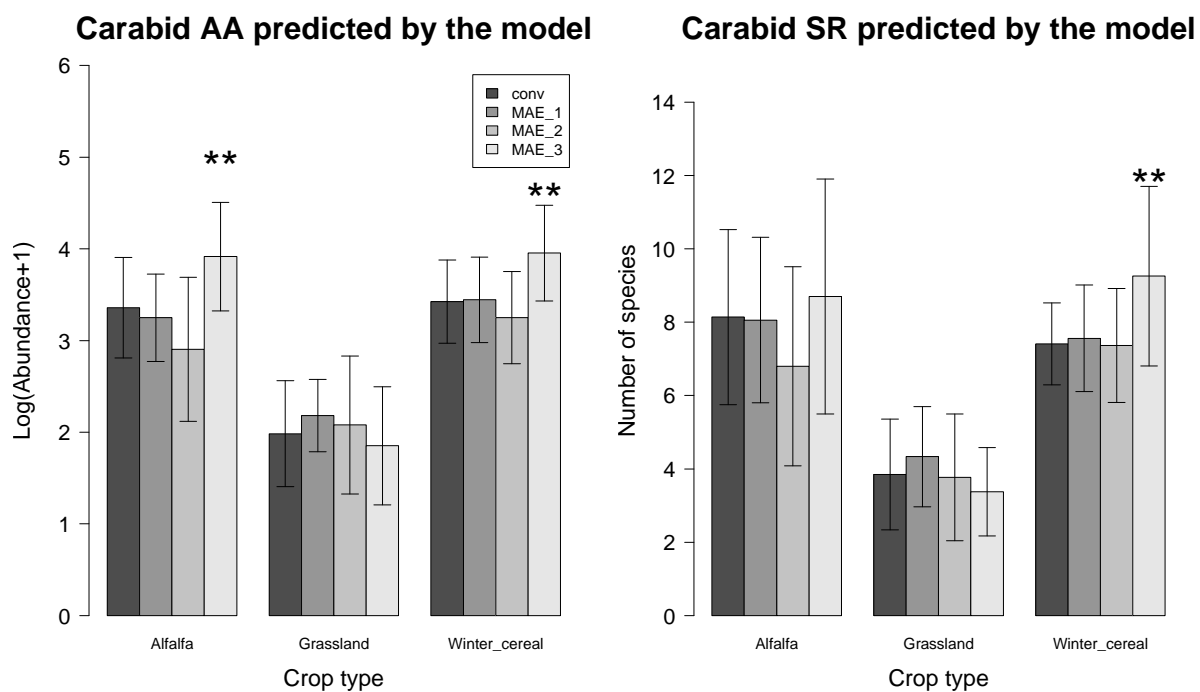


Figure 2 Predicted value predicted of the final best models of abundance-activity and number of species of carabids (mean \pm standard deviation) in the three crops sampled. ** indicates a significant difference between two values in a crop (p -value < 0.01 , LM for carabid AA and GLM Poisson family for carabid SR).

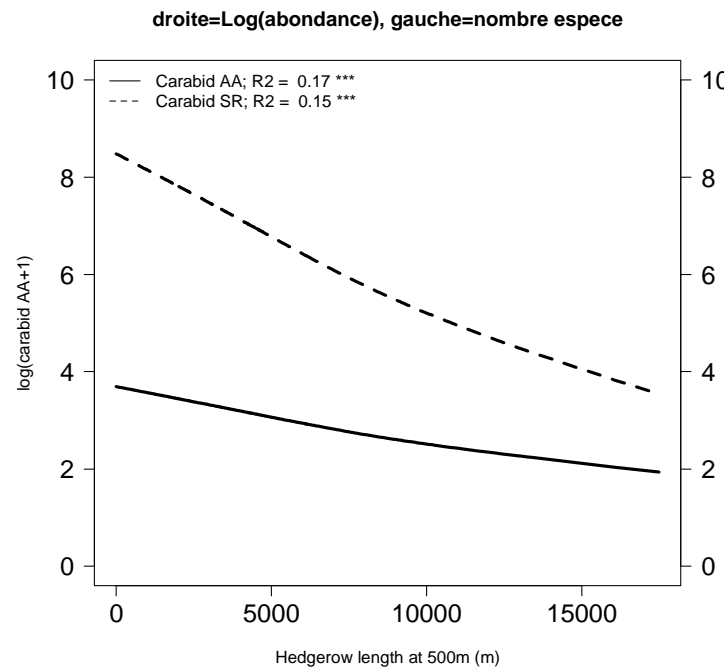


Figure 3 Correlation between predicted values of carabid AA log transformed (solid line) and carabid SR (dashed line) with the hedgerow length in the landscape at 600m.

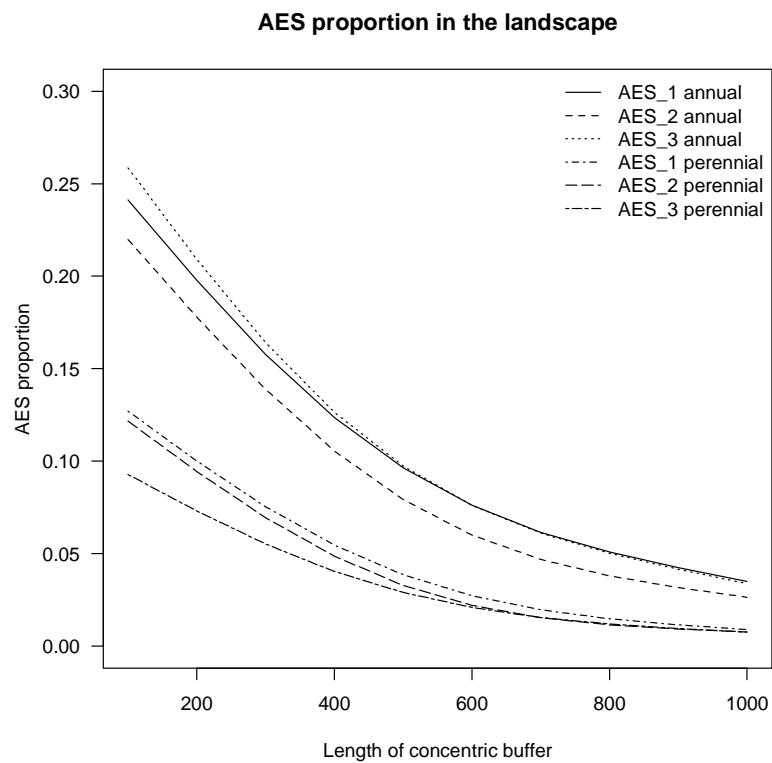


Figure 4 Correlation between AES proportion in the landscape and the distance from the field.

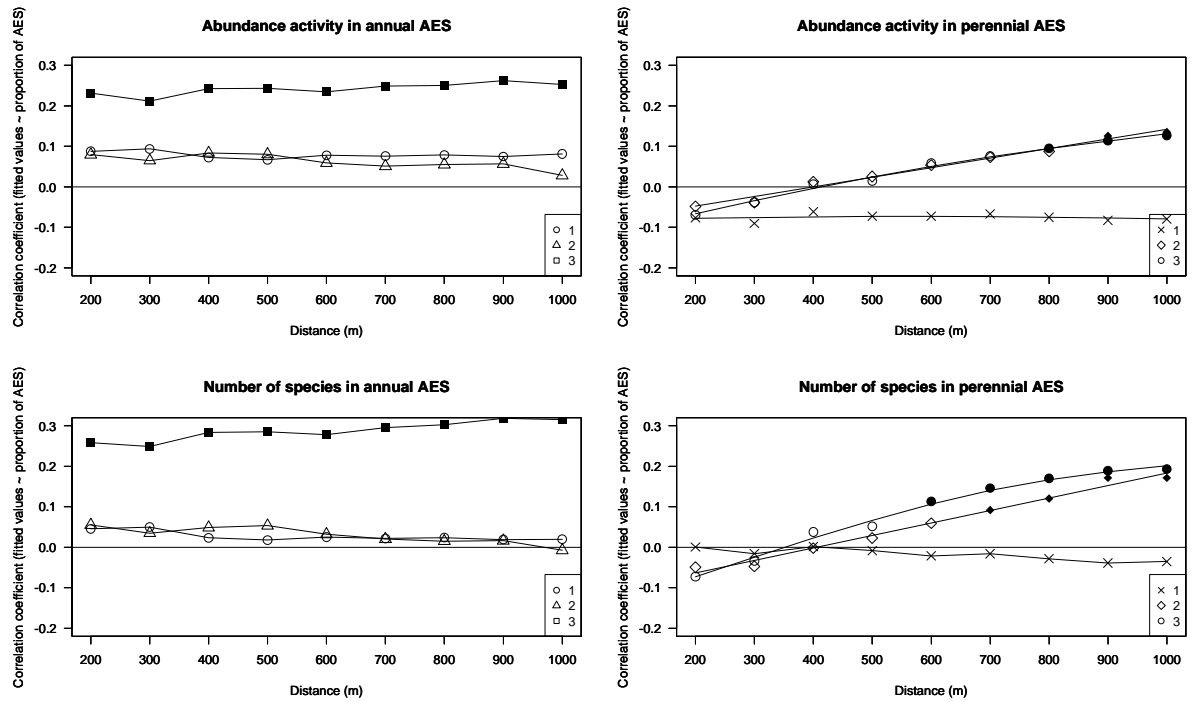


Figure 5 Correlation coefficients of the linear correlation between the predicted values and the proportion of AES in the landscape at different scales. Symbols fulfilled with black represent significant correlation coefficient.

1.7. Bibliography

- Badenhausser, I., Gouat, M., Goarant, A., Cornulier, T. & Bretagnolle, V. (2012) Spatial Autocorrelation in Farmland Grasshopper Assemblages (Orthoptera: Acrididae) in Western France. *Environmental Entomology*, **41**, 1050-1061.
- Barzman, M. & Dachbrodt-Saaydeh, S. (2011) Comparative analysis of pesticide action plans in five European countries. *Pest Management Science*, **67**, 1481-1485.
- Batáry, P., Matthiesen, T. & Tschardt, T. (2010) Landscape-moderated importance of hedges in conserving farmland bird diversity of organic vs. conventional croplands and grasslands. *Biological Conservation*, **143**, 2020-2027.
- Bengtsson, J., Ahnstrom, J. & Weibull, A.-C. (2005) The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 261-269.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182-188.
- Bradbury, R.B. & Allen, D.S. (2003) Evaluation of the impact of the pilot UK Arable Stewardship Scheme on breeding and wintering birds: Few positive responses by birds were observed in the first two years of this new agri-environment scheme. *Bird Study*, **50**, 131-141.
- Bretagnolle, V., Gauffre, B., Meiss, H. & Badenhausser, I. (2011) The role of grassland areas within arable cropping systems for the conservation of biodiversity at the regional level. *Grassland productivity and ecosystem services* (ed. J.H.a.A.C. G. Lemaire), pp. 251-260.
- Brodier, S., Augiron, S., Cornulier, T. & Bretagnolle, V. (2014) Local improvement of skylark and corn bunting population trends on intensive arable landscape: a case study of the conservation tool Natura 2000. *Animal Conservation*, **17**, 204-216.
- Brose, U. (2003) Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia*, **135**, 407-413.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2004) Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological methods & research*, **33**, 261-304.

- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59-67.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. & Nichols, J. (2001) *Dispersal*. Oxford University Press, USA.
- Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S. & Massot, M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, **12**, 197-209.
- Cole, L.J., McCracken, D.I., Dennis, P., Downie, I.S., Griffin, A.L., Foster, G.N., Murphy, K.J. & Waterhouse, T. (2002) Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **93**, 323-336.
- Concepción, E.D., Díaz, M. & Baquero, R.A. (2008) Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology*, **23**, 135-148.
- Concepcion, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Baldi, A., Batary, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A. & Knop, E. (2012) Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 695-705.
- Di Giulio, M., Edwards, P.J. & Meister, E. (2001) Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 310-319.
- Donald, P., Green, R. & Heath, M. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **268**, 25-29.
- Eyre, M., Luff, M. & Leifert, C. (2013) Crop, field boundary, productivity and disturbance influences on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **165**, 60-67.
- Eyre, M., Luff, M. & Woodward, J. (2003) Beetles (Coleoptera) on brownfield sites in England: An important conservation resource? *Journal of Insect Conservation*, **7**, 223-231.
- Fließbach, A., Oberholzer, H.-R., Gunst, L. & Mäder, P. (2007) Soil organic matter and biological soil quality indicators after 21 years of organic and conventional farming. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **118**, 273-284.
- Fox, J. & Weisberg, H.S. (2011) *An R companion to applied regression*, 2nd edn. Sage, Thousand Oaks CA.
- Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D. & Park, K.J. (2011) Pipistrelle bats and their prey do not benefit from four widely applied agri-environment management prescriptions. *Biological Conservation*, **144**, 2233-2246.

- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D. & Bellmann, A. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630-2637.
- Garratt, M., Wright, D. & Leather, S. (2011) The effects of farming system and fertilisers on pests and natural enemies: a synthesis of current research. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **141**, 261-270.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T. & Winqvist, C. (2010) Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 97-105.
- Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M. & Toulmin, C. (2010) Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science*, **327**, 812-818.
- Hatten, T.D., Bosque-Pérez, N.A., Labonte, J.R., Guy, S.O. & Eigenbrode, S.D. (2007) Effects of tillage on the activity density and biological diversity of carabid beetles in spring and winter crops. *Environmental Entomology*, **36**, 356-368.
- Henle, K., Alard, D., Clitherow, J., Cobb, P., Firbank, L., Kull, T., McCracken, D., Moritz, R.F., Niemelä, J. & Rebane, M. (2008) Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe—A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **124**, 60-71.
- Herzog, F., Dreier, S., Hofer, G., Marfurt, C., Schüpbach, B., Spiess, M. & Walter, T. (2005) Effect of ecological compensation areas on floristic and breeding bird diversity in Swiss agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **108**, 189-204.
- Hole, D., Perkins, A., Wilson, J., Alexander, I., Grice, P. & Evans, A. (2005) Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation*, **122**, 113-130.
- Holland, J. & Luff, M. (2000) The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews*, **5**, 109-129.
- Honek, A. (1988) The effect of crop density and microclimate on pitfall trap catches of Carabidae, Staphylinidae (Coleoptera), and Lycosidae (Araneae) in cereal fields. *Pedobiologia*, **32**, 233-242.
- Hooper, D., Chapin Iii, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M. & Naeem, S. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3-35.

- House, G.J. & Parmelee, R.W. (1985) Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems. *Soil and Tillage Research*, **5**, 351-360.
- Hurka, K. (1996) *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Ing. Vit Kabourek.
- Jari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens & Wagner, H. (2013) vegan: Community Ecology Package. pp. R package version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Jeannel, R. (1941) *Coléoptères Carabiques*. Lechevalier.
- Jonason, D., Andersson, G.K., Öckinger, E., Rundlöf, M., Smith, H.G. & Bengtsson, J. (2011) Assessing the effect of the time since transition to organic farming on plants and butterflies. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 543-550.
- Judas, M., Dornieden, K. & Strothmann, U. (2002) Distribution patterns of carabid beetle species at the landscape-level. *Journal of Biogeography*, **29**, 491-508.
- Kleijn, D., Baquero, R., Clough, Y., Diaz, M., Esteban, J.d., Fernandez, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Jöhl, R., Knop, E., Kruess, A., Marshall, E.J.P., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., Verhulst, J., West, T.M. & Yela, J.L. (2006) Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecology Letters*, **9**, 243-254.
- Kleijn, D. & Sutherland, W.J. (2003) How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, **40**, 947-969.
- Kromp, B. (1999) Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **74**, 187-228.
- Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. (2002) Biodiversity and ecosystem functioning. *Synthesis and Perspectives*.
- Lovei, G.L. & Sunderland, K.D. (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, **41**, 231-256.
- Luff, M. (1975) Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia*, **19**, 345-357.
- Mäder, P., Fliessbach, A., Dubois, D., Gunst, L., Fried, P. & Niggli, U. (2002) Soil fertility and biodiversity in organic farming. *Science*, **296**, 1694-1697.
- Magura, T. & Ködöböcz, V. (2007) Carabid assemblages in fragmented sandy grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **119**, 396-400.

- Melnychuk, N., Olfert, O., Youngs, B. & Gillott, C. (2003) Abundance and diversity of Carabidae (Coleoptera) in different farming systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **95**, 69-72.
- Menalled, F.D., Lee, J.C. & Landis, D.A. (1999) Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields. *BioControl*, **43**, 441-456.
- Myers, J.A. & Harms, K.E. (2009) Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters*, **12**, 1250-1260.
- Pe'er, G., Dicks, L.V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T.G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R.D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P.R., Kleijn, D., Neumann, R.K., Robijns, T., Schmidt, J., Schwartz, A., Sutherland, W.J., Turbé, A., Wulf, F. & Scott, A.V. (2014) EU agricultural reform fails on biodiversity. *Science*, **344**, 1090-1092.
- Peach, W.J., Lovett, L.J., Wotton, S.R. & Jeffs, C. (2001) Countryside stewardship delivers ciril buntings (< i> Emberiza cirrus)</i> in Devon, UK. *Biological Conservation*, **101**, 361-373.
- Perkins, A.J., Maggs, H.E., Watson, A. & Wilson, J.D. (2011) Adaptive management and targeting of agri-environment schemes does benefit biodiversity: a case study of the corn bunting *Emberiza calandra*. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 514-522.
- Pfiffner, L. & Luka, H. (2003) Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders—a paired farm approach. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 117-127.
- Piñeiro, G., Perelman, S., Guerschman, J.P. & Paruelo, J.M. (2008) How to evaluate models: observed vs. predicted or predicted vs. observed? *Ecological Modelling*, **216**, 316-322.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tscharncke, T. & Wolters, V. (2005) Landscape context of organic and conventional farms: influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **108**, 165-174.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S. & Foster, G.N. (2001) Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, **82**, 1112-1129.
- Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.-F., Bouvier, J.-C., Sauphanor, B. & Lavigne, C. (2009) The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology*, **24**, 337-349.
- Robinson, R.A. & Sutherland, W.J. (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 157-176.

- Sánchez-Bayo, F. (2011) Impacts of agricultural pesticides on terrestrial ecosystems. *Ecological Impacts of Toxic Chemicals*, 63-87.
- Schweiger, O., Maelfait, J.-P., Wingerden, W.v., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S. & Bailey, D. (2005) Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 1129-1139.
- Siriwardena, G.M. (2010) The importance of spatial and temporal scale for agri-environment scheme delivery. *Ibis*, **152**, 515-529.
- Smith, H.G., Dänhardt, J., Lindström, Å. & Rundlöf, M. (2010) Consequences of organic farming and landscape heterogeneity for species richness and abundance of farmland birds. *Oecologia*, **162**, 1071-1079.
- Spence, J.R. & Niemelä, J.K. (1994) Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. *The Canadian Entomologist*, **126**, 881-894.
- Team, Q.G.D. (2012) Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation.
- Team, R.C. (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. (ed. <http://www.R-project.org>). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Thiele, H.-U. & Wieser, J. (1977) *Carabid beetles in their environments: a study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour*. Springer-Verlag Berlin.
- Thorbek, P. & Bilde, T. (2004) Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 526-538.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R. & Polasky, S. (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, **418**, 671-677.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan, A., Dewenter, I. & Thies, C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity, ecosystem service management. *Ecology Letters*, **8**, 857-874.
- Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L.A. & Bengtsson, J. (2014) Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 746-755.
- Weibull, A.-C., Ostman, O. & Granqvist, A. (2003) Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity & Conservation*, **12**, 1335-1355.

Whittingham, M.J. (2007) Will agri-environment schemes deliver substantial biodiversity gain, and if not why not? *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1-5.

Winqvist, C., Bengtsson, J., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W., Eggers, S., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F. & Liira, J. (2011) Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 570-579.

Annexe C

Epreuves de l'article « Isolation and characterization of eleven polymorphic microsatellite markers from the beneficial carabid beetle, *Poecilus cupreus* (Coleoptera: Carabidae), and genetic structuring among three populations from western France » publié dans *European Journal of Entomology* (2014)

Isolation and characterization of eleven polymorphic microsatellite markers from the beneficial carabid beetle, *Poecilus cupreus* (Coleoptera: Carabidae), and genetic structuring among three populations from western France

RONAN MARREC¹, STÉPHANIE RUAULT¹, CÉCILE RIBOUT¹, MANUEL PLANTEGENEST² and BERTRAND GAUFFRE^{1,3}

¹CNRS – Université de La Rochelle, UMR 7372 CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France; e-mails: ronanmarrec@yahoo.fr; stephanie.ruault@cebc.cnrs.fr; cecile.ribout@cebc.cnrs.fr; bertrand.gauffre@cebc.cnrs.fr

²INRA – Agrocampus Ouest, UMR 1349 IGEPP, F-35653 Le Rheu, France; e-mail: plantage@agrocampus-ouest.fr

³INRA, USC1339 CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

Key words. Coleoptera, Carabidae, microsatellite, *Poecilus cupreus*, gene flow

Abstract. *Poecilus cupreus* (L.) (Coleoptera: Carabidae) is a typical polyphagous predator species on arable lands. In this study, 11 polymorphic microsatellite markers were developed from genomic DNA of *P. cupreus*. Genotypes of 87 individuals sampled from three localities in Western France were analyzed to characterize the polymorphism at each locus. The number of alleles ranged from 3 to 20. All pairs of loci were in linkage equilibrium. The expected and observed heterozygosity ranged from 0.165 to 0.890 and 0.103 to 0.926, respectively. From the northern to the southern sites, six, three, and six loci showed significant deviations from Hardy-Weinberg equilibrium, respectively. At one locus, null alleles were suspected as occurring at high frequency in the three populations. A weak genetic differentiation among populations was found, suggesting intense and large scale gene flow coupled with large population size in *P. cupreus*. These polymorphic microsatellite markers could be used in future population genetics studies of *P. cupreus*.

INTRODUCTION

Carabid beetles living within agroecosystems are considered as potential natural enemies of many crop pests and may provide important and valuable ecosystem services as predators of a range of arthropods, for example, aphids (Losey & Vaughan, 2006). Altogether, the mosaic of habitat patches constituting agricultural landscapes and the crop management practices affect carabid beetle abundance and population dynamics (Holland & Luff, 2000). This spatio-temporal heterogeneity of agricultural landscapes makes dispersal crucial for long-term survival of carabid species and for their effectiveness as natural enemies of crop pests. Both depend on their ability to colonize fields from overwintering sites and on movement (both terrestrial and aerial) from one field to another. While many studies have investigated landscape influences on the level of genetic diversity and gene flow in species associated to semi-natural habitats, such as forests (Brouat et al., 2003; Keller et al., 2005; Matern et al., 2009; Lagisz et al., 2010; Gaublonne et al., 2013) or grasslands (Sander et al., 2006a, b), to date, very few studies have sought to address this issue for common species within arable landscapes (but see Marchi et al., 2013).

The ground beetle, *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Carabidae) is a typical polyphagous predator species commonly found inhabiting arable-ecosystems throughout Europe (Jeannel, 1942; Langmaack et al., 2001). It has developed wings (Bommarco, 1998; Hendrickx et al., 2009) but it is more likely to disperse mainly by walking (Wallin, 1985; Hendrickx et al., 2009); it is also able to run up to 10.6 cm.s⁻¹ at 20°C (Thiele, 1977). Its dispersal behavior is largely unknown. Individuals do not show high levels of movements during the spring-summer period (Skuhravy, 1957), although field occupancy differs importantly from year to year, suggesting inter-field movements (Holland et al., 2005). Ecological studies have consistently demonstrated that individuals are likely to disperse over hundreds of metres, and that landscape composition and configuration

together with resource availability may be important drivers of these movements (Firle et al., 1998; Westerberg et al., 2005). Using landscape genetic approaches, it is hoped to assess how agricultural landscapes influence *P. cupreus* population spatial structuring and dispersal and ultimately, its potential for biological control of crop pests. The present study reports on 11 polymorphic microsatellite markers that may potentially be useful in future investigations of these aspects in this particular important predatory insect.

MATERIAL AND METHODS

P. cupreus was sampled in spring 2011 in three study sites in Western France located in a north-south transect more than 300 km apart: “Pleine-Fougères – Armorique” (PF) (48°36′N, 1°32′W), “Plaine et Val de Sèvre” (PVS) (46°23′N, 0°41′W) and “Vallées et Côteaux de Gascogne” (VCG) (43°17′N, 0°54′E). Individuals were caught using pitfall traps filled with a trapping solution of 50% ethanol during four-day trapping sessions. Thereafter, beetles were stored in the lab in a 96° ethanol solution until DNA extraction. DNA was extracted from hind leg tissues of 96 *P. cupreus* individuals (PF, n = 32; PVS, n = 34; VCG, n = 30) using a standard Chelex protocol. Microsatellite library development was based on 12 individuals from the three sites and realized by GenoScreen (Lille, France), involving Roche 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries, as earlier described in Malausa et al. (2011). From a total of 357 microsatellite markers sequences, 35 were selected based on the number of repeated motifs and the size of amplified fragments. We designed pairs of primers using the Primer designer 2.0 software (Scientific and Educational Software, Arlington, MA, USA). In a first selection step, the amplification quality of the 35 loci was examined on 8 individuals from the PVS study site using agarose gel electrophoresis. PCR amplifications were performed in 10 µL reaction volumes containing 2.5 µL of template DNA, 5 µL of MasterMix (Promega, Fitchburg, WI, USA), and 0.5 µL of primer mix (10

TABLE 1. Characterization of 11 polymorphic microsatellite loci developed for *Poecilus cupreus* and global diversity statistics. Locus name, NCBI SRA Sequence Accession Number (NCBI SRA Acc. No.), forward (F) and reverse (R) primer sequences, number of alleles (N_A), observed heterozygosity (H_O), expected heterozygosity (H_E), uncorrected exact P -value of Hardy-Weinberg equilibrium test (HWE- P) (** < 0.01; *** < 0.001).

Locus	NCBI SRA Acc. No.	Primer sequence (5'-3')	Repeat Allele sizes		Dye	Sequencing group	Genetic diversity (n = 87)			
			motif	range			N_A	H_O	H_E	HWE-P
Pcup28	SRR1424710.1	F: ATTGGTGATTGCAGTTGGCT R: AAGGAATCCGGTGCATCG	AC	144–176	VIC	a	18	0.907	0.869	ns
Pcup40	SRR1424710.2	F: TCTTAACATTAACAGACCAAGATAAC R: CATTCAATCAACAAGACAGACG	AGA	175–184	VIC	a	4	0.310	0.463	***
Pcup64	SRR1424710.3	F: GTGATTCATTACAACCGTCTAGG R: GTCCATAATAAATCGTGTAATCTG	AC	191–199	FAM	b	5	0.195	0.495	***
Pcup70	SRR1424710.4	F: ATCTCGAGCACCTTGTATCGT R: CAACTGCGAAGATGTGGATG	GT	240–244	FAM	b	20	0.655	0.669	ns
Pcup81	SRR1424710.5	F: TCGATCTCGAGCTTCTCCTG R: AATGCTTATGAGTGACTTATGATTGA	AC	116–126	PET	b	6	0.194	0.521	***
Pcup85	SRR1424710.6	F: TGTATGCAATAACAGGACGCT R: CACGCTCGGTTCTGTTATCTC	CA	191–205	NED	c	6	0.372	0.623	***
Pcup86	SRR1424710.7	F: TATATCAACACGAGCGCGAG R: CCAGCGGCTACTTTGATCC	TG	145–189	VIC	c	14	0.750	0.819	ns
Pcup91	SRR1424710.8	F: AACAAAGGCACGCAGCATC R: AGCGCGGTGTGGTAATGAC	TG	169–181	NED	c	7	0.678	0.804	**
Pcup99	SRR1424710.9	F: CTACAACCGTGGCGCATC R: GACAATCAGGTAGCTCTACGTGG	CA	154–174	FAM	c	10	0.701	0.678	ns
Pcup102	SRR1424710.10	F: AGAGTTAGCAACTCGGCCAT R: CCTCTGTCAGTAATTATTCGTTTCG	GAA	177–186	NED	d	4	0.174	0.263	***
Pcup106	SRR1424710.11	F: TGATGTGAACCTGCTGTTG R: GGAGACGAAGAGTTCGATATCC	TTG	107–113	PET	d	3	0.471	0.475	ns

μ M of forward and reverse primers). PCR amplification was performed using a denaturation step for 10 min at 95°C, followed by 7 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 62°C with a decrease of 1°C per cycle, 30 s at 72°C, then by 30 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 55°C, 30 s at 72°C, 8 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 56°C, 30 s at 72°C, and with a final extension step for 6 min at 72°C. Fourteen loci provided good quality and apparent polymorphic amplification products while the 21 other loci appeared unsuitable due to ambiguous PCR products or failed reactions. In a second step, the forward primer of each of the 14 loci was 5'-end-labelled with a fluorescent dye (FAM, HEX, NED or PET). The type of dye was chosen in order to simultaneously analyze loci of similar allele size and to avoid overlapping between loci with the same dye. The suite of 14 loci was amplified (following the same PCR conditions as above) and sequenced using the 96 individuals originating from the aforementioned three study sites. PCR products were diluted 1 : 60 before sequencing, and mixed with Formamide and a LIZ 500 size standard included (Applied Biosystems, Carlsbad, CA, USA). Fragments were separated using an Applied Biosystems 3730XL DNA Analyzer. Alleles were scored using GeneMapper® v 4.0 (Applied Biosystems) and checked manually.

In each population, the number of alleles per locus was recorded and deviation from the Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) estimated using the exact test implemented in Genepop 4.1 (Rousset, 2008), both for each locus and globally. Unbiased expected (H_E , Nei, 1987), observed (H_O) heterozygosity and, to quantify deviation from HWE, the Weir & Cockerham's estimate of F_{IS} (Weir & Cockerham, 1984), were also calculated using Genepop. We tested genotypic linkage disequilibrium for each pair of loci followed by a false discovery rate correction for multiple tests (FDR, Benjamini & Hochberg, 1995) with a nominal confidence level of $P = 0.05$. The presence of null alleles was checked

with micro-checker 2.2.3 (van Oosterhout et al., 2006) by assessing whether homozygote excess was possibly due to such alleles. FreeNA (Chapuis & Estoup, 2007) was used to estimate null allele frequencies for each locus following the Expectation Maximization (EM) algorithm of Dempster et al. (1977). Genetic differentiation among populations was tested using G tests with Genepop and quantified by calculating pairwise F_{ST} over all loci following Weir & Cockerham (1984) in Genepop and using the ENA correction method for dataset harboring null alleles implemented in FreeNA (Chapuis & Estoup, 2007).

Cross-species amplification was tested using the selected primer set in the following beetles: *Anchomenus dorsalis* (Platyninae, Platynini – Pontoppidan, 1763), *Nebria brevicollis* (Nebriinae, Nebriini – Fabricius, 1792), *Nebria salina* (Nebriinae, Nebriini – Fairmaire & Laboulbene, 1854) and *Pterostichus madidus* (Pterostichinae, Pterostichini – Fabricius, 1775). The amplification quality of these loci was examined on eight individuals of each species from the PVS study site using agarose gel electrophoresis.

RESULTS

Amplification failed for nine individuals due to poor DNA quality upon extraction. Among the 14 loci tested, 11 were found to be polymorphic and have been duly amplified and genotyped (Table 1). These particular loci showed high levels of polymorphism with number of alleles per locus ranging from 3 to 20 (mean = 8.82; Table 1). After FDR correction, no linkage disequilibrium between pairs of loci was found. Mean expected (H_E) and observed (H_O) heterozygosities were 0.63 and 0.50, 0.68 and 0.48, 0.60 and 0.49 in PF, PVS and VCG, respectively (Table 2). Six loci showed significant deviation from HWE at the PF study site, three at PVS and four at the VCG site (Table 2). There was a significant overall deficit of heterozygotes within the three populations (HWE $P < 0.0001$) with high global F_{IS} values (0.198,

TABLE 2. Diversity statistics of 11 loci for the three populations of *Poecilus cupreus* studied. Locus name, number of alleles (N_A), null allele means frequencies (Null), following van Oosterhout et al. (2006) (in bold are those explaining significantly HW disequilibrium), observed heterozygosity (H_O), expected heterozygosity (H_E), uncorrected exact P -value of the Hardy-Weinberg equilibrium test (HWE- P) (* < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001). PF: “Pleine-Fougères Armorique”; PVS: “Plaine et Val de Sèvre”; VCG: “Vallées et Côteaux de Gascogne”.

Locus	PF (n = 31)						PVS (n = 29)						VCG (n = 27)					
	N_A	Null	H_O	H_E	F_{IS}	HWE- P	N_A	Null	H_O	H_E	F_{IS}	HWE- P	N_A	Null	H_O	H_E	F_{IS}	HWE- P
Pcup28	12	0.301	0.903	0.866	-0.044	ns	15	0.970	0.893	0.890	-0.004	ns	13	0.546	0.926	0.866	-0.071	ns
Pcup40	3	0.162	0.323	0.529	0.395	**	4	0.826	0.276	0.355	0.226	ns	4	0.130	0.333	0.496	0.331	*
Pcup64	3	0.254	0.226	0.514	0.564	***	4	0.351	0.103	0.528	0.807	***	4	0.186	0.259	0.428	0.398	*
Pcup70	15	0.954	0.774	0.783	0.012	ns	11	0.101	0.655	0.582	-0.128	ns	11	0.967	0.519	0.614	0.158	ns
Pcup81	6	0.275	0.214	0.584	0.637	***	5	0.235	0.154	0.399	0.619	***	4	0.262	0.222	0.576	0.621	***
Pcup85	5	0.136	0.419	0.581	0.282	*	4	0.135	0.483	0.673	0.287	**	5	0.301	0.185	0.577	0.684	***
Pcup86	12	0.103	0.807	0.829	0.027	ns	8	0.805	0.667	0.804	0.173	ns	9	0.257	0.769	0.820	0.063	ns
Pcup91	6	0.156	0.516	0.784	0.346	**	7	0.487	0.724	0.807	0.104	ns	6	0.220	0.815	0.805	-0.012	ns
Pcup99	10	0.853	0.807	0.728	-0.110	ns	8	0.400	0.690	0.713	0.033	ns	7	0.100	0.593	0.588	-0.009	ns
Pcup102	4	0.197	0.133	0.301	0.561	***	4	0.879	0.172	0.165	-0.049	ns	3	0.118	0.222	0.324	0.319	ns
Pcup106	3	0.168	0.419	0.420	0.003	ns	3	0.580	0.483	0.503	0.042	ns	3	0.300	0.519	0.511	-0.015	ns

0.175 and 0.179 in PF, PVS and VCG, respectively). Null alleles were estimated as present in five, three and three loci at sites PF, PVS and VCG, respectively (details in Table 2). However, at one locus only (Pcup81), null alleles were suspected to occur at high frequency in all three populations. There was no differences in allelic frequencies between pairs of populations ($P > 0.05$) except between populations at PVS and VCG ($P = 0.027$). Inter-population F_{ST} values were low, ranging from zero to 0.0045 and from zero to 0.0099 when computed using the *ENA* correction method for null alleles (Table 3). Cross-species amplification tests resulted in very low success of amplification in all species tested (data not shown). Hence, the 11 markers presented in this study appear not to be suitable for population genetic studies on other closely related beetle species.

TABLE 3. Pairwise F_{ST} values between the three populations studied; not corrected, below diagonal, and corrected, using the *ENA* correction method, above diagonal. PF: “Pleine-Fougères Armorique”; PVS: “Plaine et Val de Sèvre”; VCG: “Vallées et Côteaux de Gascogne”.

	PF	PVS	VCG
PF	—	0.010	0
PVS	0.005	—	0.006
VCG	0	0.003	—

DISCUSSION

In this study, eleven polymorphic microsatellite markers were developed for the carabid beetle, *P. cupreus*. These markers are potentially very useful in studies to elucidate the population genetic structure and gene flow of this beetle in relation to landscape features, more especially in a species for which such information is presently unavailable.

Despite optimization efforts, null alleles were detected at some microsatellite loci tested. Because of the likelihood of underestimating heterozygosity, care should of course be taken when using loci potentially having null alleles in analyses, although methods do allow for their inclusion in several estimators of genetic parameters (e.g. van Oosterhout et al., 2004; Chapuis & Estoup, 2007). The weak genetic differentiation among populations separated by distances up to 700 km suggests intense and large scale gene flow coupled with large population size in *P. cupreus*,

and certainly, additional populations should be examined to determine the large scale spatial genetic structure of the beetle, although the present results do not impede smaller scale landscape genetic studies for this species. Excess of homozygotes measured in the three study sites might also be a result of inbreeding and local population structure.

The unsuccessful cross-species amplification is not surprising since the markers were only tested on species of other beetle genera, which decreases the chance to success in amplification. In coleopteran species, even congeneric cross-amplifications often tend to fail (Gaublomme et al., 2003; Rutkowski et al., 2011; but see Wilson et al., 2004 and Marcus et al., 2013).

ACKNOWLEDGEMENTS. We thank C. Poncet and L. Jaffrelo from the INRA Plateforme Gentyane, France (www6.clermont.inra.fr/umr1095/Equipes/Plates-formes-techniques-et-experimentales/Genotypage-a-haut-debit), for their help; C. Ribout and S. Ruault for their technical collaboration; N. Guillon, L. Mieuzeu and S. Delaunay for their technical assistance; A. Vialatte for sampling coordination at the VCG study site; and H. Loxdale for his helpful editorial suggestions on the manuscript. This work is part of the Landscaphid project and was supported by the ANR Systerra program (French National Research Agency, ANR-09-STRA-05). R. Marrec was supported by a French Région Poitou-Charentes-Département des Deux-Sèvres PhD grant.

REFERENCES

- BENJAMINI Y. & HOCHBERG Y. 1995: Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. — *J. R. Stat. Soc. (B)* **57**: 289–300.
- BOMMARCO R. 1998: Reproduction and energy reserves of a predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity. — *Ecol. Appl.* **8**: 846–853.
- BROUAT C., SENNETOT F., AUDIOT P., LEBLOIS R. & RASPLUS J.Y. 2003: Fine-scale genetic structure of two carabid species with contrasted levels of habitat specialization. — *Mol. Ecol.* **12**: 1731–1745.
- CHAPUIS M.P. & ESTOUP A. 2007: Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. — *Mol. Biol. Evol.* **24**: 621–631.
- DEMPSTER A.P., LAIRD N.M. & RUBIN D.B. 1977: Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. — *J. R. Stat. Soc.* **39**: 1–38.

- FIRLE S., BOMMARCO R., EKBOM B. & NATIELLO M. 1998: The influence of movement and resting behavior on the range of three carabid beetles. — *Ecology* **79**: 2113–2122.
- GAUBLomme E., DHUYVETTER H., VERDYCK P., MONDOR-GENSON G., RASPLUS J.-Y. & DESENDER K. 2003: Isolation and characterization of microsatellite loci in the ground beetle *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). — *Mol. Ecol. Notes* **3**: 341–343.
- GAUBLomme E., MAEBE K., VAN DONINCK K., DHUYVETTER H., LI X., DESENDER K. & HENDRICKX F. 2013: Loss of genetic diversity and increased genetic structuring in response to forest area reduction in a ground dwelling insect: a case study of the flightless carabid beetle *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). — *Insect Cons. Div.* **6**: 473–482.
- HENDRICKX F., MAELFAIT J.P., DESENDER K., AVIRON S., BAILEY D., DIEKOTTER T., LENS L., LIIRA J., SCHWEIGER O. & SPEELMANS M. 2009: Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among-community species richness in agricultural landscapes. — *Global Ecol. Biogeogr.* **18**: 607–616.
- HOLLAND J.M. & LUFF M.L. 2000: The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. — *Integr. Pest Manag. Rev.* **5**: 109–129.
- HOLLAND J.M., THOMAS C.F.G., BIRKETT T., SOUTHWAY S. & OATEN H. 2005: Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. — *J. Appl. Ecol.* **42**: 1140–1152.
- JEANNEL R. 1942: *Coléoptères Carabiques (2e partie). Faune de France 40*. Lechevalier, Paris, 600 pp.
- KELLER I., EXCOFFIER L. & LARGIADER C.R. 2005: Estimation of effective population size and detection of a recent population decline coinciding with habitat fragmentation in a ground beetle. — *J. Evol. Biol.* **18**: 90–100.
- LAGISZ M., WOLFF K., SANDERSON R.A. & LASKOWSKI R. 2010: Genetic population structure of the ground beetle, *Pterostichus oblongopunctatus*, inhabiting a fragmented and polluted landscape: Evidence for sex-biased dispersal. — *J. Insect Sci.* **10**: 105.
- LANGMAACK M., LAND S. & BUCHS W. 2001: Effects of different field management systems on the carabid coenosis in oil seed rape with special respect to ecology and nutritional status of predacious *Poecilus cupreus* L. (Col., Carabidae). — *J. Appl. Entomol.* **125**: 313–320.
- LOSEY J.E. & VAUGHAN M. 2006: The economic value of ecological services provided by insects. — *BioScience* **56**: 311–323.
- MALAUSSA T., GILLES A., MEGLÉCZ E., BLANQUART H., DUTHOY S., COSTEDOAT C., DUBUT V., PECH N., CASTAGNONE-SERENO P. & DÉLYE C. 2011: High-throughput microsatellite isolation through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries. — *Mol. Ecol. Res.* **11**: 638–644.
- MARCHI C., ANDERSEN L.W. & LOESCHKE V. 2013: Effects of land management strategies on the dispersal pattern of a beneficial arthropod. — *PloS One* **8**: e66208.
- MARCUS T., ASSMANN T., DURKA W. & DREES C. 2013: A suite of multiplexed microsatellite loci for the ground beetle *Abax parallelipipedus* (Piller and Mitterpacher, 1783) (Coleoptera, Carabidae). — *Conserv. Genet. Resour.* **5**: 1151–1156.
- MATERN A., DESENDER K., DREES C., GAUBLomme E., PAILL W. & ASSMANN T. 2009: Genetic diversity and population structure of the endangered insect species *Carabus variolosus* in its western distribution range: Implications for conservation. — *Conserv. Genet.* **10**: 391–405.
- NEI N. 1987: *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, 512 pp.
- ROUSSET F. 2008: Genepop'007: a complete re-implementation of the Genepop software for Windows and Linux. — *Mol. Ecol. Res.* **8**: 103–106.
- RUTKOWSKI R., SZCZUKA A., ZALEWSKI M., KORCZYNSKA J. & GRYZIAK G. 2011: Failure of microsatellite's cross-species amplification in common ground beetle *Pterostichus melanarius* (Illiger). — *Baltic J. Coleopterol.* **11**: 17–24.
- SANDER A.C., PURTAUF T., HOLZHAUER S.I.J. & WOLTERS V. 2006a: Landscape effects on the genetic structure of the ground beetle *Poecilus versicolor* Sturm 1824. — *Biodiv. Conserv.* **15**: 245–259.
- SANDER A.C., PURTAUF T., WOLTERS V. & DAUBER J. 2006b: Landscape genetics of the widespread ground-beetle *Carabus auratus* in an agricultural region. — *Basic Appl. Ecol.* **7**: 555–564.
- SKUHRAVY V. 1957: Bewegungsareal einiger Carabidenarten. — *Acta Soc. Entomol. Bohemoslov.* **53**: 171–179 [in Czech, Russian and German abstr.].
- THIELE H.U. 1977: *Carabid Beetles in their Environments. A Study on Habitat Selection by Adaptation in Physiology and Behaviour*. Springer, Berlin, 369 pp.
- VAN OOSTERHOUT C., HUTCHINSON W.F., WILLS D.P.M. & SHIPLEY P. 2004: Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. — *Mol. Ecol. Notes* **4**: 535–538.
- VAN OOSTERHOUT C., WEETMAN D. & HUTCHINSON W.F. 2006: Estimation and adjustment of microsatellite null alleles in nonequilibrium populations. — *Mol. Ecol. Res.* **6**: 255–256.
- WALLIN H. 1985: Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in cereal fields and adjacent habitats. — *Pedobiologia* **28**: 19–34.
- WEIR B.S. & COCKERHAM C.C. 1984: Estimating F-statistics for the analysis of population structure. — *Evolution* **38**: 1358–1370.
- WESTERBERG L., OSTMAN O. & WENNERGREN U. 2005: Movement effects on equilibrium distributions of habitat generalists in heterogeneous landscapes. — *Ecol. Model.* **188**: 432–447.
- WILSON A.C.C., MASSONNET B., SIMON J.-C., PRUNIER-LETERME N., DOLATTI L., LLEWELLYN K.S., FIGUEROA C.C., RAMIREZ C.C., BLACKMAN R.L., ESTOUP A. & SUNNUCKS P. 2004: Cross-species amplification of microsatellite loci in aphids: assessment and application. — *Mol. Ecol. Notes* **4**: 104–109.

Received May 15, 2014; revised and accepted June 30, 2014
 Prepublished online September 12, 2014

Annexe D

Analyses supplémentaires sur l'étude de l'abondance et la distribution d'*Anchomenus dorsalis* au cours de l'année entre les cultures

In this appendix section we assessed the distribution and abundance of the post-overwintering, reproduction and summer-autumn stages of *Anchomenus dorsalis* within cropped fields and their immediate environment (field margins) according to (i) the current crop type and (ii) the crop type in the previous year. We used the same dataset and methodology as presented in the first section of the Chapter 2 for *Poecilus cupreus* and *Brachinus sclopeta* for the winter-spring period and as presented in the second section of the Chapter 2 for the summer-autumn period.

1. Results of the winter-spring period

During spring, a total of 5426 individuals of *A. dorsalis* were collected in pitfall traps between 2005 and 2013. The species accounted for almost 10% of the total activity density (AD) in pitfall traps (Table 2.A). With the emergence traps, a total of 75 *A. dorsalis* were trapped between early April and early June in 2012 and 2013.

The AD of *A. dorsalis* was significantly higher in traps located within fields than in traps located in field margins (observed mean \pm SE: 1.24 ± 0.09 and 0.45 ± 0.06 within fields and in margins, respectively – Model 1, Tables D1-2). In addition, the dynamics of *A. dorsalis* AD differed according to trap location (Table 2).

Table D1 GLMM statistical models (full and selected models) used to study *A. dorsalis* AD (from pitfall traps; Models 1 to 6) and emergence density (from emergence traps; Models 7 and 8). Only fixed effects are shown.

Model	TL	Crops	Sampling years	Full model	Selected model
1	F/M	WC, OSR, Sun, Alf, Grass	2009-2013	TL*(JD + JD ²)	TL*(JD + JD ²)
2	M	WC, OSR, Sun, Alf, Grass	2009-2013	Crop*(JD + JD ²)	Crop
3	F	WC, OSR, Sun, Alf, Grass	2005-2013	Crop*(JD + JD ²)	Crop*(JD + JD ²)
5	M	WC	2009-2013	Previous crop*(JD + JD ²)	Null
6	F	WC	2005-2013	Previous crop*(JD + JD ²)	Previous crop*JD
7	F/M	WC, OSR, Alf	2012-2013	Crop*TL + Year	TL + Year
8	F/M	WC	2012-2013	Previous crop*TL + Year	TL + Year

TL: trap location (within the field (F) or in field margin (M)); Crops: sampled crop used in given model (WC: winter cereal; OSR: oilseed rape; Sun: sunflower; Alf: alfalfa; Grass: grassland). In model formulae: Crop: sampled crop; Previous crop; TL: trap location; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Year: sampling year.

Table D2 Values and significance of Type II Wald chi square tests realized on fixed effects selected in each of the final tested models after the backward stepwise selection procedure (see Table D1). *P* was set to 0.10 for variable selection.

		<i>P. cupreus</i>	
	Fixed effects	Chisq	P (>Chisq)
Model 1	JD	7.48	0.006
	JD ²	3.01	0.08
	TL	4.48	0.03
	JD:TL	11.38	< 0.001
	JD ² :TL	-	-
Model 2	JD	-	-
	JD ²	-	-
	Crop	15.00	0.005
	JD:Crop	-	-
	JD ² :Crop	-	-
Model 3	JD	9.49	0.002
	JD ²	2.58	0.11
	Crop	130.26	< 0.001
	JD:Crop	10.48	0.03
	JD ² :Crop	18.07	0.001
Model 5	JD	-	-
	JD ²	-	-
	Previous Crop	-	-
	JD*Previous Crop	-	-
	JD ² *Previous Crop	-	-
Model 6	JD	27.22	< 0.001
	JD ²	-	-
	Previous Crop	0.43	0.81
	JD*Previous Crop	5.32	0.07
	JD ² *Previous Crop	-	-
Model 7	Crop	1.85	0.40
	TL	0.09	0.77
	Crop*TL	7.30	0.007
	Year	5.03	0.08
Model 8	Previous Crop	2.84	0.24
	TL	0.09	0.76
	Previous Crop*TL	10.37	0.006

In model formulae: Crop: sampled crop; Previous crop; TL: trap location; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Year: sampling year.

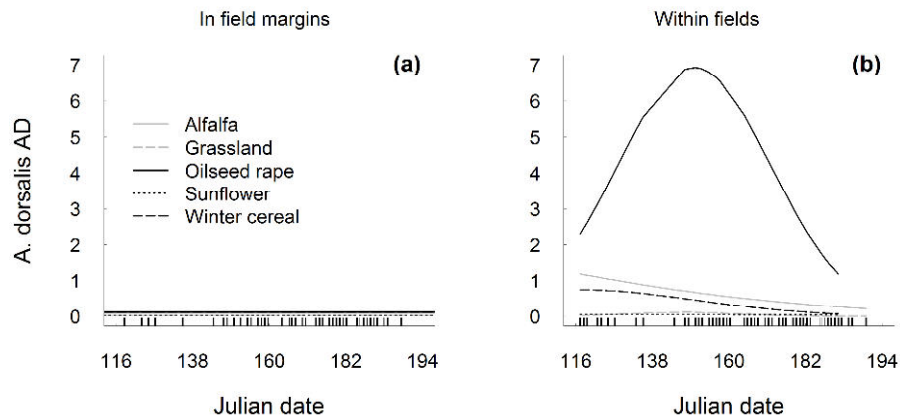


Figure D1 Spring dynamics of *A. dorsalis* activity-density (AD) per trap in field margins (a) and within fields (b) of alfalfa, grassland, oilseed rape, sunflower and winter cereal. Predictions were made over all years using parameters estimated in GLMM models 2 and 3. Julian date courses from the 27th April to the 18th July. Width of ticks at the bottom of each plot represents the sampling effort.

The dynamics of *A. dorsalis* AD did not vary temporally in any crop margins (Fig. D1 – Model 2, Tables D1-2). AD in margins was very low whatever the crop they were bordering (Fig. D1a).

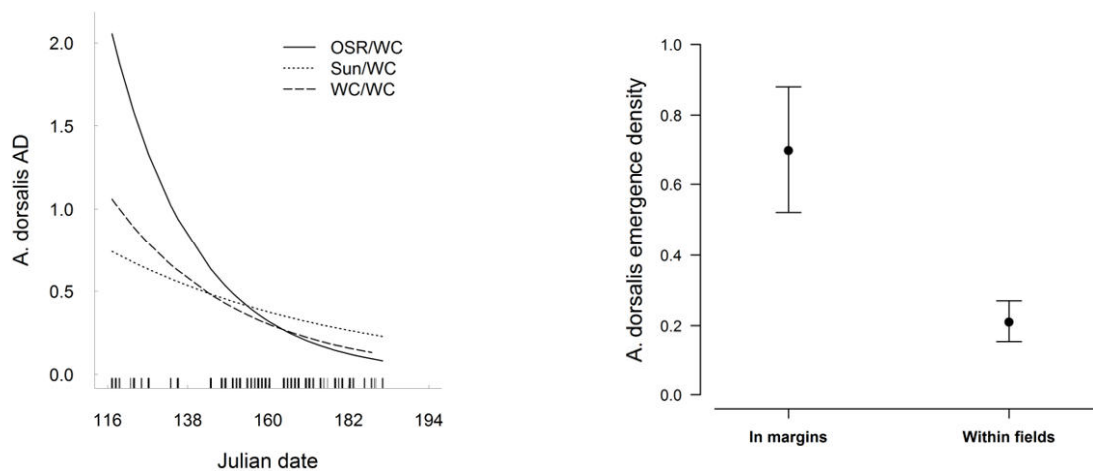


Figure D2 Spring dynamics of *A. dorsalis* activity-density (AD) per trap within fields of winter cereal depending on the previous crop, oilseed rape (OSR/WC), sunflower (Sun/WC) and winter cereal (WC/WC). Predictions were made over all years using parameters estimated in GLMM models 2 and 3. Julian date courses from the 27th April to the 18th July. Width of ticks at the bottom of each plot represents the sampling effort.

Figure D3 Effects of the trap location (in field margin or within field) on *A. dorsalis* emergence density per trap (observed mean \pm SE over all years).

Within fields, *A. dorsalis* AD and its dynamics varied significantly among crops (Model 3, Tables D1-2). The highest AD was in oilseed rape during the whole trapping period and was more than twice to seven times higher than in all other crops (Fig. D1b). Among the other crops, *A. dorsalis* AD was maximal in alfalfa and was null in grassland and sunflower fields (Fig. D1b). In alfalfa and winter cereal, the highest AD was at the beginning of the trapping period and then decreased continuously. In oilseed rape, *A. dorsalis* AD increased during spring, peaked in early June and then decreased.

A. dorsalis AD in margins bordering winter cereal fields was not influenced by the previous crop (Models 5, Tables D1-2). Within winter cereal fields, the dynamics of *A. dorsalis* AD was marginally influenced by the previous crop (Models 6, Tables D1-2). At the beginning of the trapping period AD tended to be higher in OSR/WC fields than in other winter cereal fields (Fig. D2).

Significantly more *A. dorsalis* emerged in field margins than within fields (Models 7-8, Tables D1-2), whatever the crop (Fig. D3 – Table 2).

2. Results of the summer-autumn period

During the summer-autumn period, *A. dorsalis* AD in field margins was almost zero and did not vary among crops (Model 1, Tables C3-4). Within fields, *A. dorsalis* AD varied significantly among crops but not its dynamics (Model 2, Tables C3-4). AD peaked in all crops in July and August and then decreased everywhere (Fig. C4). The highest AD was observed in oilseed rape during the whole trapping period and was more than twice higher than in all other crops during the peak (Fig. C4). Among the other crops, *A. dorsalis* AD was the highest in sunflower and was the lowest in alfalfa and winter cereal fields (Fig. C4).

Table D3 GLMM statistical models (full and selected models) used to study *A. dorsalis* AD. Only fixed effects are shown.

Model	TL	Crops	Sampling years	Species	Full model	Selected model
1	M	WC, OSR, Sun, Alf	2012-2013	<i>A. dorsalis</i>	$\text{Crop} * (\text{JD} + \text{JD}^2) + \text{Year}$	<i>Null</i>
2	F	WC, OSR, Sun, Alf	2012-2013	<i>A. dorsalis</i>	$\text{Crop} * (\text{JD} + \text{JD}^2) + \text{Year}$	$\text{Crop} + \text{JD} + \text{JD}^2 + \text{Year}$

TL: trap location (within the field (F) or in field margin (M)); Crops: sampled crops (WC: winter cereal; OSR: oilseed rape; Sun: sunflower; Alf: alfalfa). In model formulae: Crop: sampled crop; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Year: sampling year.

Table D4 Values and significance of Type II Wald chi square tests realized on fixed effects selected in each of the final tested models after the backward stepwise selection procedure (see Table 2.5). P was set to 0.10 for variable selection.

		<i>A. dorsalis</i>	
	Fixed effects	Chisq	P (>Chisq)
Model 1	JD	-	-
	JD ²	-	-
	Crop	-	-
	JD:Crop	-	-
	JD ² :Crop	-	-
	Year	-	-
Model 2	JD	0.47	0.49
	JD ²	4.89	0.03
	Crop	18.10	< 0.001
	JD:Crop	-	-
	JD ² :Crop	-	-
	Year	2.74	0.098

In model formulae: Crop: sampled crop; JD: scaled Julian date; JD²: squared JD; Year: sampling year.

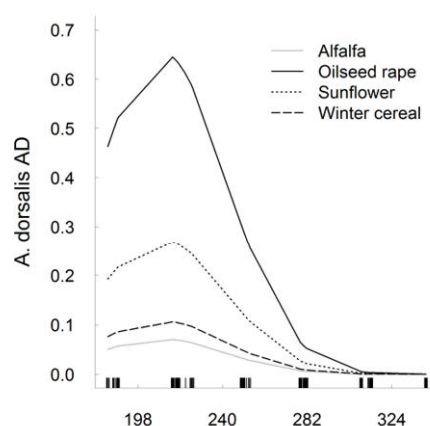


Figure D4 Summer-autumn estimated dynamics of *A. dorsalis* activity-density (AD) per trap within fields of alfalfa, oilseed rape, sunflower and winter cereal. Predictions were made over all years using parameters estimated in GLMM model 2. Julian date courses from the 2nd July to the 6th December. Width of ticks at the bottom of each plot represents the sampling effort.

3. Conclusions

Crop type strongly influenced annual spatial dynamics of *A. dorsalis* in the study area. Oilseed rape had a highly beneficial role for the species from spring to autumn. However, crop habitats, including oilseed rape, seem not to be suitable for species overwintering. Post-overwintering emergences were the highest in field margins, whatever the crop they were bordering.

Our results suggest that distribution shifts occur during the year, with individuals being within oilseed rape fields during spring and summer (for breeding and larval development) and semi-natural

habitats such as grassy field margins during winter. As shown for *P. cupreus* (Chapter 2, §2), *A. dorsalis* individuals use sunflower as a summer habitat, probably because of the decrease of oilseed rape field suitability and carrying capacity after harvesting.

Annexe E

**Poster présenté en 2013 lors du 16th *European Carabidologists Meeting*,
Prague, Czech Republic**

Functional structure of carabid beetle communities in an agricultural landscape in Western France

Aurélien Dupeyron¹, Ronan Marrec¹, Bertrand Gauffre^{1,2}, Isabelle Badenhauer^{1,2}, Nicolas Gross^{1,2}

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), CNRS, UPR 1934, F-79360 Villiers-en-Bois, France.

²INRA, USC 1339 (CEBC-CNRS), F-79360, Villiers-en-Bois, France.

E-mail: ronan.marrec@cebc.cnrs.fr



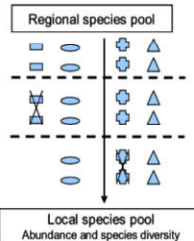
Context

How biodiversity copes with the spatiotemporal instability characterizing agro-ecosystems?

Inter-annual instability
→ Crop rotations

Intra-annual instability
→ Agricultural practices

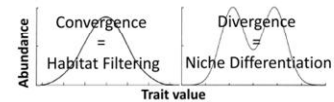
Using a long term dataset, we applied a functional approach to evaluate the importance of random processes (Hubbell, 2001), habitat filtering (Keddy *et al.*, 1992) or niche differentiation (Maire *et al.*, 2012) in determining the functional structure of carabids communities.



"Functional traits are any morpho-physio-phenological traits which impact directly or indirectly the fitness of an individual species" (Violle *et al.*, 2007)

Interests of the functional approach

-A trait is a proxy of the species niche
-Trait distribution helps to disentangle the relative contribution of random vs deterministic processes that govern community assembly.



Hypotheses

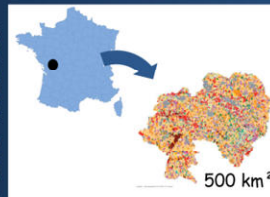
H0 Due to high disturbance rates and a functional equivalence between species, species assemblage might be random

H1 Deterministic processes such as habitat filtering or niche differentiation govern the assemblage of carabids community.

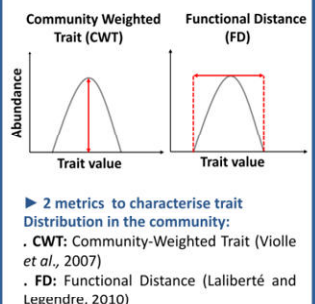
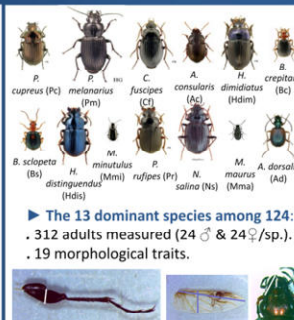
→ Perennial crops = stable habitat
deterministic processes (competition, predation...)? Trait divergence?

→ Annual crops = more disturbed habitat
Trait convergence?

Material and Method



- 6 sampled crops types (90% of landscape):
 - Alfalfa, grasslands, corn, oilseed rape, sunflower, winter cereals
- 44223 sampled individuals in 240 fields
- Pitfall trap sampling (3/field)

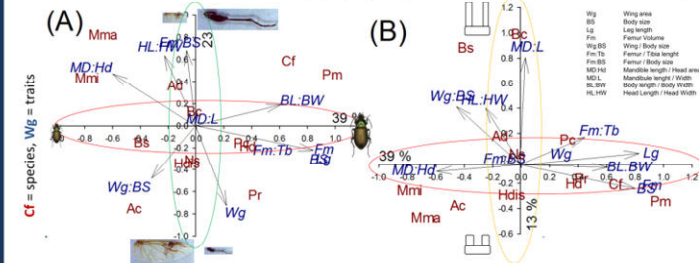


Results & Discussion

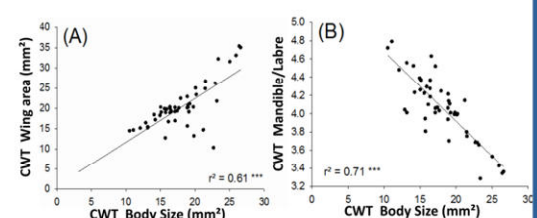
1 Functional differences among carabid species

3 axis (ACP) characterized the functional differences observed among carabids species:

- Body size (BS) axis related to competition, predation, metabolism, ...
- Dispersal axis with 2 strategies: walk vs. fly
- Resource acquisition axis: short mandibles (phytophagous species) and long mandibles (carnivorous sp.)

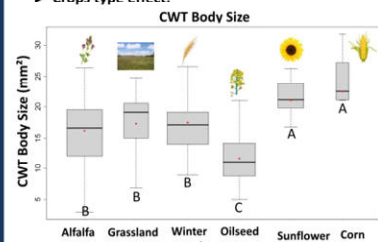


Regional scale: Across community, Community Weighted Traits are correlated indicating the effect of an ecological filter acting at the agro-ecosystem scale

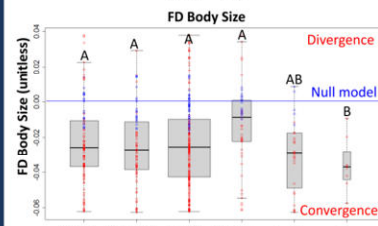
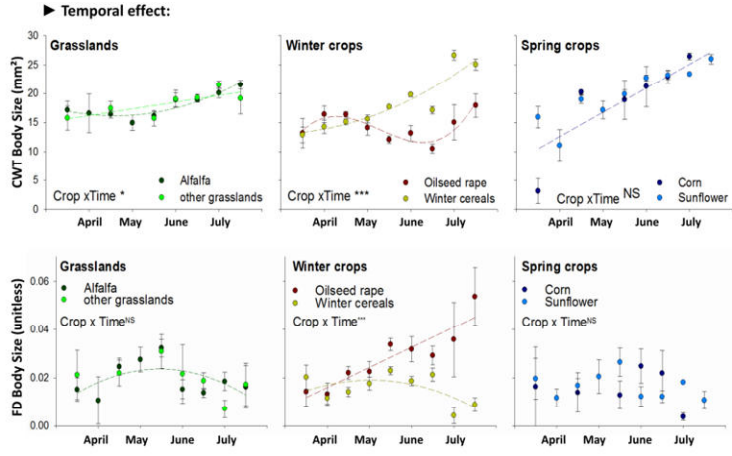


2 Functional structure of communities

Crops type effect:



Temporal effect:



Convergence in more than 70%
Impact of Habitat Filtering

Stability in perennial crops vs. high variability in annual crops
Assemblage dynamics: specific to each crop type

Carabid species are not randomly distributed within the crop mosaic of the agroecosystem. Species assemblages appeared to be more stable in perennial crops through the growing season. Annual crops are redistributed across the landscape between years. Consequently, local communities reassemble every year in annual crops from spring to the fall. Traits convergence at the habitat scale seems to be the rule, indicating that carabid beetle communities are primarily governed by habitat filtering. Oilseed rape appears to be the only crop where the traits distribution diverged, which may suggest a more complex trophic network in this habitat.

Annexe F

Poster présenté en 2014 lors du *Annual Meeting of the British Ecological Society and Société Française d'Ecologie*, Lille, France

Spatiotemporal dynamics of agricultural landscapes drive the distribution and abundance of dominant carabid beetles

Ronan Marrec^{1,2}, Isabelle Badenhauer^{1,2,3}, Luca Börger^{1,2,4,5}, Vincent Bretagnolle, Gaël Caro^{1,2}, Manuel Plantegenest⁵, Aude Vialatte⁶, Bertrand Gauffre^{1,2,3}

¹CEBC, UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle, F-79360 Villiers-en-Bois, France; ²LTER "ZA Plaine et Val de Sèvre", CEBC-CNRS, F-79360 Villiers-en-Bois, France; ³INRA, USC 1339 (CEBC-CNRS), F-79360 Villiers-en-Bois, France; ⁴Department of Biosciences, College of Science, Swansea University, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, UK; ⁵CEPP, UMR 1349 INRA-Agrocampus Ouest, F-35655 Le Rheu, France; ⁶Université de Toulouse, INPT ENSAT, UMR Dynafor 1201, F-31320 Castelnau Tolosan, France

E-mail: ronanmarrec@yahoo.fr

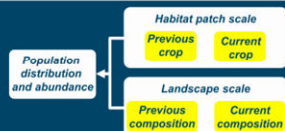
Introduction

Carabid beetles are generalist and opportunistic predators providing **natural pest control** in agriculture. However, **processes driving carabid population dynamics** are poorly known since most of studies are conducted at the community level. Two components of agroecosystems may impact carabid species:

- **Spatial heterogeneity** due to differences in suitability among habitats composing the crop mosaic
- **Temporal instability** of cropped habitats due to crop-specific type and timing of cultural practices and inter-annual crop rotations

Question

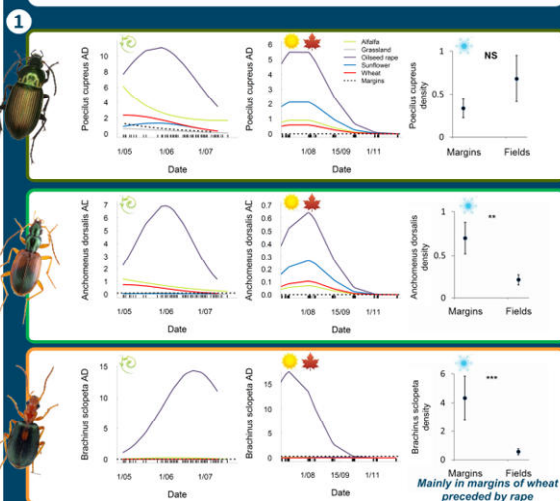
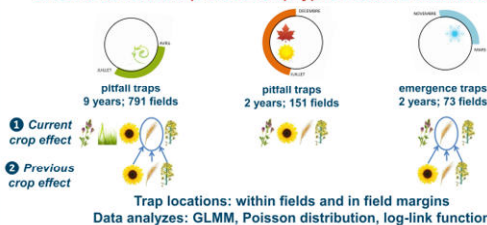
How do carabid species face the **spatiotemporal dynamics of crops** characterizing agroecosystems?



Habitat patch scale

Marrec et al. 2015 AgEE

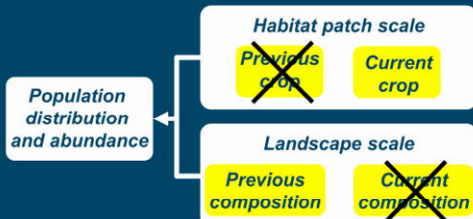
Effect of current and previous crop type on carabid abundance



- Major influence of the **current habitat type** on carabid AD
- Species use field margins only for overwintering

2 No influence of the **previous crop type** in winter wheat

Conclusions



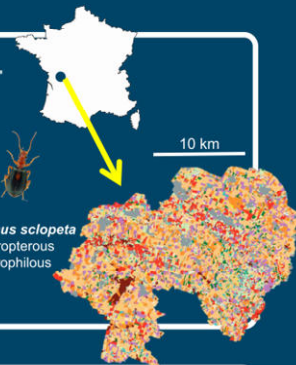
Materials

Study area
430 km² French LTER "ZA Plaine et Val de Sèvre"
Agricultural area dominated by annual crops

3 dominant carabid species

Poecilus cupreus macropterous habitat generalist
Anisodonta dorsalis macropterous hygrophilous
Brachinus sclopeta macropterous hygrophilous

1 generation per year
Reproduction in spring; overwintering as adults



Landscape scale

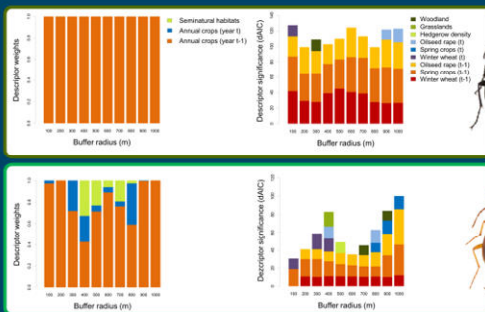
Marrec et al. in prep.

Influence of current and previous landscape composition on carabid abundance

- Density of semi-natural habitats
- Density of annual crops in the current year
- Density of annual crops in the previous year

Characterization at different spatial scales
- Concentric buffers from 100 to 1000 m radius

Data analyzes: GLMM per scale and descriptor
- Descriptor weight per scale (Burnham & Anderson 2008)
- dAIC threshold for descriptor significance: 10



No landscape influence on *Brachinus sclopeta* AD

- Carabid abundance depends on **landscape composition in annual crops the previous year**
- Carabid abundance increases with **% oilseed rape and % spring crops in the landscape the previous year**
- Scale of landscape influence differs among species

Changes in habitat suitability/type induce distribution shifts

→ Movements at the landscape scale

- Intra-annual: between patches (fields) for estivation and from within patches to margins for overwintering
- Inter-annual: between patches in the landscape for reproduction

Spatiotemporal dynamics of habitats drive population spatial dynamics at patch and landscape scales

Perspectives

- When and at which scales do movements occur?
- Why do they move? Effect of cultural practices?



PhD defense on 27th Nov. 2014. Looking for a post-doctoral position!

Annexe G

Communications réalisées dans le cadre de la thèse

Communications dans le cadre de congrès scientifiques

Marrec R., Badenhassser I., Börger L., Bretagnolle V., Caro G., Plantegenest M., Vialatte A., Gauffre B. (2014) Spatiotemporal dynamics of agricultural landscapes drive the distribution and abundance of dominant carabid beetles. Joint Annual Meeting of the British Ecological Society and Société Française d'Ecologie, Lille, France (Poster)

Caro G., Marrec R., Gauffre B., Roncoroni M., Augiron S., Bretagnolle V. (2014) The proportions of Agro Environmental Schemes in the landscape surrounding crops influence carabid diversity. 7^{èmes} Journées françaises d'Ecologie du Paysage, Dijon, France (Oral)

Marrec R., Badenhassser I., Börger L., Gauffre B. (2013) Effect of land-use dynamics on field-occupancy by a dominant carabid beetle, *Poecilus cupreus* (L.), in a western France agricultural landscape. 16th European Carabidologists Meeting, Prague, Czech Republic (Oral)

Gauffre B., Badenhassser I., Litrico I., Ribout C., Marrec R. (2013) Spatial genetic structure of a dominant carabid beetle, *Poecilus cupreus*, in an agricultural landscape. 16th European Carabidologists Meeting, Prague, Czech Republic (Oral)

Dupeyron A., Marrec R., Gauffre B., Badenhassser I., Gross N. (2013) Functional structure of carabid beetle communities in an agricultural landscape in Western France. 16th European Carabidologists Meeting, Prague, Czech Republic (Poster)

Marrec R., Gauffre B., Börger L. & Badenhassser I. (2013) Dynamique d'occupation des habitats par un coléoptère carabique dominant des paysages agricoles d'ouest de la France : *Poecilus cupreus*. 6^{èmes} Journées françaises d'Ecologie du Paysage, Rennes, France (Oral)

Marrec R., Bretagnolle V. & Gauffre B. (2012) Influence de l'hétérogénéité et des perturbations environnementales sur la structure spatiale et temporelle des populations de *Poecilus cupreus* (L.) en agroécosystème. 34^{ème} Réunion annuelle du Groupe d'Etude de Biologie et Génétique des Populations, Avignon, France (Oral)

Communications écrites dans des revues à comité de lecture

2014

Marrec R., Ruault S., Ribout C., Plantegenest M., Gauffre B. (2014) Isolation and characterization of eleven polymorphic microsatellite markers from the beneficial carabid beetle, *Poecilus cupreus*

(Coleoptera: Carabidae), and genetic structuring among three populations from western France. *European Journal of Entomology* **111(5)**: in press.

Marrec R., Badenhauer I., Bretagnolle V., Börger L., Roncoroni M., Guillon N., Gauffre B. (2014) Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **199**: 282-289.

Communications de vulgarisation scientifique

Marrec R. (2013) L'abondance des Carabes est contrôlée par la dynamique spatiale et temporelle des cultures. Festival Terre de Sciences, Niort, France (Oral)

Marrec R. (2013) L'abondance des Carabes est contrôlée par la dynamique spatiale et temporelle des cultures. Festival International du Film Ornithologique, Ménégoût, France (Oral)

Résumé

Dans ce travail de thèse nous avons cherché à déterminer (i) les facteurs structurants des populations des carabiques dominants dans les paysages agricoles et (ii) leur(s) échelle(s) spatiale(s) et temporelle(s) d'influence, afin d'inférer des processus individuels et populationnels impliqués dans le maintien des espèces, en réponse à l'hétérogénéité spatiotemporelle des agroécosystèmes. Notre étude a été réalisée dans trois régions agricoles de l'ouest de la France, contrastées selon leur degré d'intensification agricole, en utilisant des échantillonnages basés sur des pots-pièges et des tentes à émergence et réalisés à plusieurs périodes de l'année.

Une des principales originalités de ce travail est d'avoir caractérisé les agroécosystèmes à différentes échelles, tant (i) spatiales : le patch d'habitat, le paysage, la région ; que (ii) temporelles, en considérant à la fois l'environnement présent et celui de l'année précédente. De plus, nous avons essentiellement caractérisé l'influence de la dynamique des habitats sur les dynamiques de distribution et d'abondance et la dispersion des populations de carabiques

Notre étude a abouti à trois résultats majeurs. (1) La dynamique spatiale des espèces de carabiques étudiées est fortement influencée par les types d'habitats et leur instabilité temporelle à différentes échelles spatiales. Nous avons en effet mis en avant l'importance de l'hétérogénéité temporelle des paysages agricoles sur la dynamique spatiale des populations carabiques utilisant la matrice agricole. (2) La dispersion et les mouvements entre parcelles sont une condition importante du succès de ces espèces dans les paysages agricoles et semblent être principalement induits par les rotations de cultures. (3) Du fait de grandes tailles de populations et d'une dispersion efficace importante, la structuration spatiale et génétique des populations reste faible à l'échelle des paysages agricoles.

Abstract

The aim of this study was to determine (i) factors which structure populations of dominant carabid beetles over agricultural landscapes and (ii) their spatial and temporal scales of influence, in order to infer population processes involved in species maintain, in response to agroecosystems' spatiotemporal heterogeneity. Surveys were conducted in three agricultural areas of western France contrasted in their degree of agricultural intensification, using samplings based on pitfall and emergence traps and realized at several periods in the year.

One of the main novelties of this work is to have characterized agroecosystems at different scales, both (i) spatial: the patch of habitat, landscape, region; and (ii) temporal, considering both the current environment and that of the previous year. Moreover, we essentially characterized the influence of habitat dynamics on distribution and abundance dynamics and dispersal of carabid populations.

Our study yielded three major findings. (1) The spatial dynamics of studied carabid species is strongly influenced by habitat types and their temporal instability at different spatial scales. Indeed, we have emphasized the importance of temporal heterogeneity of agricultural landscapes on the spatial dynamics of carabid populations using the agricultural matrix. (2) The dispersal and inter-field movements are an important condition to the success of these species in agricultural landscapes and seem to be mainly induced by crop rotations. (3) Due to large population sizes and an important effective dispersion, spatial and genetic structure of the populations remains low across agricultural landscapes.